ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XV

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

—

1902

LES

CÆCUMS DES OISEAUX

Par Jean MAUMUS.

AVANT-PROPOS

§ 1er. — Introduction.

Parmi les particularités de l'organisme des Oiseaux, on peut signaler la présence presque toujours constante de deux cæcums que l'on trouve à la limite de l'intestin grêle et du gros intestin.

Les zoologistes ne paraissent leur avoir accordé qu'une attention assez médiocre et si nous en exceptons Home (1), Meckel, Owen, Gadow et quelques autres qui ont parfois essayé de timides hypothèses sur leur véritable signification, la plupart, au contraire, les ont passés sous silence ou bien se sont uniquement contentés d'en faire une simple mention, sans se préoccuper de leur rôle physiologique ou des détails de leur structure intime.

Pour quelles raisons les cæcums des Oiseaux n'ont-ils pas été étudiés jusqu'à ce jour? Et comment expliquer que des organes qui peuvent cependant intéresser l'anatomie macroscopique, l'histologie, la physiologie et l'embryologie

(1) Pour l'index bibliographique, il m'a paru plus commode d'adopter l'ordre alphabétique. Les chiffres entre crochets [ ] concordent avec les chiffres qui précèdent les titres des divers mémoires consultés.

n'aient pas encore été l'objet d'un travail original?

Si une telle étude n'a pas encore été tentée, il est probable que les zoologistes ont dû être arrêtés par les mêmes obstacles qui ont, au début, paralysé mes efforts et entravé parfois le cours de mes recherches: je veux dire la difficulté très grande de se procurer le matériel nécessaire. Il est évident, en effet, que pour un travail de ce genre, il faut avoir à sa disposition des types nombreux et variés dont l'examen pourra seul permettre des comparaisons suggestives et d'heureuses vues d'ensemble.

J'incline également à croire que chez nombre d'individus, ces organes ont dû passer absolument inaperçus. Ils sont, en effet, tellement petits dans certains cas, que c'est à peine s'ils atteignent 1 ou 2 millimètres. Très souvent, d'ailleurs, quand leurs dimensions sont plus considérables, ils sont si bien dissimulés au milieu des anses intestinales que rien ne révèle leur présence et, à moins de dérouler avec précaution l'intestin, ils risquent fort d'échapper à toute observation.

C'est aussi en déroulant avec soin l'intestin qu'on aperçoit chez certains Oiseaux un troisième cæcum généralement situé au milieu du trajet de l'intestin grêle et qui n'a guère attiré l'attention que de quelques rares observateurs, tels que Macartney, Cuvier, Carus et Meckel. Ils n'en font d'ailleurs qu'une simple mention sans nous expliquer son origine et son fonctionnement.

En entreprenant un travail d'ensemble sur ces divers appendices, mon but a été non seulement d'apporter une modeste contribution à l'étude de l'intestin des Oiseaux, mais encore de bien marquer que, même au point de vue de la conformation de l'intestin, les Oiseaux, loin de former un groupe à part, sont, au contraire, reliés aux groupes voisins par toute une série de transitions lentes, permettant de vérifier une fois de plus le mot de Linné: *Natura non facit saltus.*

Mes observations ont porté sur près de deux cents types

appartenant à tous les ordres et dont quelques-uns, assez rares. En France, quelle que soit la variété de la faune ornithologique, certains groupes, comme celui des Coureurs, ne s'y trouvent pas représentés : aussi, n'aurais-je pu me procurer que très difficilement de pareils sujets d'étude, si mon excellent maître, M. le professeur Filhol, à qui je suis heureux d'exprimer aujourd'hui mes remerciements ne m'avait autorisé à prélever les cæcums de tous les Oiseaux morts à la ménagerie du Muséum. Il m'est, en outre, agréable de reconnaître que malgré l'élan d'activité que donne toujours l'amour de son sujet, il m'aurait été impossible de mener mon travail à bonne fin, s'il ne m'avait accordé avec ses meilleurs encouragements, la libre disposition des riches collections du Laboratoire d'anatomie comparée.

L'expression de ma gratitude s'adresse à la fois à M. Edmond Perrier qui a bien voulu donner à mon travail la généreuse hospitalité des *Annales des Sciences naturelles*, me faisant ainsi un honneur dont je sens tout le prix, et à M. le professeur Chatin, dont j'ai été jadis l'élève, qui m'a toujours accueilli avec tant de bienveillance et n'a cessé d'apporter un intérêt des plus flatteurs pour moi au résultat de mes recherches.

C'est enfin avec un sentiment profond de reconnaissance que j'adresse mes remerciements à M. le Dr A. Pettit, dont les leçons si pleines d'intérêt m'ont initié aux procédés délicats de la technique histologique et qui, tout en acceptant de diriger les études que j'avais entreprises, m'a tant de fois permis de faire appel au concours précieux de son érudition si sûre et si variée.

En outre, je croirais manquer à tous mes devoirs, si je n'exprimais pas mes remerciements les plus sympathiques à tous les travailleurs du Laboratoire d'anatomie comparée qui ne se sont pas uniquement contentés de porter à mon étude un intérêt bienveillant, mais ont toujours été pour moi des amis précieux dont les réflexions m'ont

souvent permis d'élargir le cadre de mes observations.

Bien que cette question des cæcums ne paraisse guère avoir attiré l'attention des zoologistes, je ne voudrais pas être taxé d'injustice à leur égard en déclarant que toutes leurs hypothèses étaient dénuées de fondement. Quelques-uns, comme Home, Meckel, Owen, ont été des observateurs pleins de mérite et bien qu'un certain nombre d'erreurs se soient glissées dans leur œuvre, il n'en est pas moins vrai que c'est souvent en contrôlant leurs observations que m'auront été suggérées maintes remarques qui constitueront, peut-être, la partie vraiment neuve et originale de mon travail.

Dès le début, je me suis posé cette double question. Que connaissons-nous sur les cæcums et que reste-t-il encore à faire à leur sujet?

C'est à la première de ces questions que je vais répondre tout d'abord. Aussi, avant de faire connaître le résultat de mes observations personnelles, commencerai-je par exposer brièvement l'historique de la question, me bornant toutefois à ne donner qu'une courte analyse des mémoires les plus importants et remettant à la fin de mon travail, sous la forme d'index bibliographique, l'énumération des documents que j'ai consultés.

§ 2. — Historique.

Les zoologistes des XVIe, XVIIe et XVIIIe siècles, tels que Gesner (1585), Perrault (1671), Salerne (1767), Pallas (1767), paraissent être les premiers à avoir signalé l'existence des appendices cæcaux chez les Oiseaux. Seulement dans leurs écrits on chercherait vainement une interprétation du rôle de ces organes. Tout au plus ont-ils constaté le fait de leur présence chez quelques Oiseaux et encore n'est-il pas rare de trouver assez fréquemment des observations inexactes. C'est ainsi que Perrault [2] déclare que le Casoar n'a pas de cæcums, pas plus, d'ailleurs, que le Cormoran. Cependant

j'ai toujours constaté la présence de ces organes chez ces deux Oiseaux.

Toutefois, bien que le moindre essai d'explication n'ait pas été tenté, la forme extérieure a été généralement bien observée et, parfois, très heureusement décrite. Je n'en veux pour preuve que les cæcums bosselés de l'Autruche dont Perrault [2] a donné une bonne description et une figure à peu près exacte, sauf le détail qu'il n'a pas observé de l'accolement des deux cæcums avant de déboucher dans le gros intestin. Il a également examiné leur surface intérieure et a fort bien remarqué qu'à chaque étranglement extérieur correspondait une valvule interne tournant en spirale, comme cela s'observe d'ailleurs chez le Lièvre et chez le Lapin.

C'est Buffon (1770) [1] qui, le premier, a essayé de démêler les véritables raisons de la présence des cæcums. La comparaison des Oiseaux et des Quadrupèdes, tout en lui fournissant l'occasion de rapprochements ingénieux qui lui rappellent l'uniformité du plan général de la nature, lui a permis de remarquer que chez les Quadrupèdes se nourrissant de chair, les intestins sont courts : il en est de même, d'après lui, chez les Oiseaux carnivores dont les intestins sont également courts et qui n'ont que des cæcums fort petits. Au contraire, les Oiseaux granivores ont des intestins plus étendus, formant de longs replis et possédant souvent plusieurs cæcums. Il y a donc, pour Buffon, une corrélation intime entre le régime des Oiseaux et le développement des cæcums.

Mais qui ne sait que les observations de Buffon ne sont pas toujours marquées au coin d'une scrupuleuse exactitude? Me réservant d'examiner dans la seconde partie de mon travail la corrélation qui peut exister entre le développement des cæcums et le régime alimentaire, je me contenterai, pour l'instant, de signaler que plusieurs des types décrits par lui comme dépourvus de cæcums ou n'en possédant qu'un seul, en ont, en réalité, deux plus ou moins petits et généralement dissimulés au milieu d'une masse

graisseuse. C'est le cas du petit Aigle mâle [3] chez lequel, dit-il, les cæcums font défaut. C'est également, d'après lui, le cas du mâle de l'Émerillon [5]. J'ai, au contraire, toujours trouvé deux petits cæcums chez le petit Aigle mâle Quant à l'observation relative à l'Émerillon, je n'ai pas pu la contrôler ; mais tout me porte à croire à son peu de justesse. Buffon, d'ailleurs, n'a pas l'opinion bien arrêtée à cet égard ; car, après avoir déclaré que le mâle de l'Émerillon n'avait pas de cæcums, il nous le présente de nouveau comme en possédant un fort petit, tandis que la femelle en aurait toujours deux assez gros et assez développés.

C'est à l'absence ou à la présence des cæcums qu'il attribue la différence de taille chez les Accipitres entre le mâle et la femelle. Il est, du reste, persuadé que les cæcums ont un retentissement remarquable sur la taille de tous les Oiseaux. D'après lui, les Oiseaux de grande taille ont des cæcums très développés, tandis que les Oiseaux de taille plus modeste n'en ont que de très réduits. Malheureusement, Buffon a commis un oubli regrettable en négligeant de nous expliquer comment le développement des cæcums peut influer sur la taille de l'individu. En outre, son observation est loin d'être exacte ; car, parfois des Oiseaux de taille médiocre ont des cæcums bien développés, tandis que d'autres dont la taille est considérable en ont de fort petits. Parmi les premiers, je signalerai la Perdrix dont les cæcums atteignent une longueur d'environ 16 centimètres, tandis que chez le Marabout et chez la Cigogne Jabiru, ils n'ont guère qu'un centimètre.

La page relative aux cæcums de l'Autruche [2] n'ajoute rien aux connaissances que nous en avions déjà, d'après la description faite par Perrault [2] et tout me porte à croire que c'est à Perrault lui-même qu'il emprunte le rapprochement entre la valvule spirale de l'intérieur des cæcums de l'Autruche et la valvule semblable qu'on remarque chez le Lièvre, le Lapin, la Raie ou la Torpille.

On doit à Macartney (1811) quelques observations inté-

ressantes, relatives au troisième cæcum que l'on trouve parfois dans l'intestin grêle des Oiseaux et, d'après ce zoologiste, cet appendice est uniquement constitué par la portion proximale du canal vitellin. C'est là une observation fort juste dont j'ai pu constater l'exactitude dans mes recherches embryologiques que j'exposerai dans la troisième partie de ce travail. Il avait remarqué que cet appendice, qu'il lui avait été donné d'observer chez un certain nombre d'Oiseaux, tels que le Courlis, le Cygne, l'Oie, ne présentait pas toujours un égal développement et je suis le premier à regretter qu'il ne se soit pas imposé la tâche d'expliquer comment, d'après lui, le volume de cet appendice pouvait être en rapport avec les habitudes des Oiseaux qui viennent d'être mentionnés.

Home (1814) me paraît être le premier qui ait ébauché une étude sérieuse sur les cæcums des Oiseaux et qui ait hasardé quelques judicieuses hypothèses sur leur développement plus ou moins considérable et sur leur rôle physiologique. Au cours de ses observations sur l'intestin des Oiseaux et contrairement à la plupart des zoologistes qui l'ont précédé, il ne manque jamais d'indiquer avec beaucoup de précision s'il y a ou non des cæcums et, presque toujours, il en indique fort exactement les dimensions. D'après lui, les Oiseaux qui vivent de fruits ou de substances végétales molles n'ont pas de cæcums, excepté toutefois le Pigeon. Au contraire, les Oiseaux de proie et aussi ceux qui se nourrissent de Poissons en ont de très petits. Il a également observé les cæcums de l'Autruche et du Nandou : il a remarqué la forme sacculée et leur terminaison en pointe et il ne manque pas de signaler les valvules transverses qui limitent toute une série de loges ou d'alvéoles qu'on remarque à leur intérieur.

A l'ensemble des faits observés, il fallait bien une conclusion, et voici celle qu'il a imaginée (1) : « Quant à ce qui

(1) E. Home, *Lectures on comparative Anatomy*, t. X, lect. x, p. 419, 1814.

touche les cæcums, nous voyons, d'après les descriptions que je viens d'en donner, qu'il n'en existe pas chez les Oiseaux qui ont les intestins les plus simples, ou du moins ils sont si petits qu'ils ne semblent exister que pour donner une apparence d'uniformité. Chez les autres, au contraire, les cæcums prennent une longueur plus considérable et ont des sécrétions particulières, et, de plus, très abondantes. On constate que, dans ce cas, une portion du contenu intestinal pénètre à leur intérieur et y reste un temps plus ou moins considérable. Ces différents points me donnent à penser que les restes alimentaires, dont les principes nutritifs ont été retirés par l'ensemble des phénomènes de la digestion, peuvent subir un second processus digestif dans le gros intestin. »

En outre, pour Home, la longueur de l'intestin et des appendices cæcaux est comme une sorte de conséquence de la facilité plus ou moins grande qu'aura l'Oiseau à trouver sa nourriture. Si celle-ci est abondante, l'intestin et les cæcums seront courts ; au contraire, si la nourriture est difficile à trouver, l'Oiseau sera dans la nécessité d'en retirer tous les principes nutritifs. De là, un intestin et des cæcums plus allongés, qui favoriseront ainsi une action plus complète des ferments digestifs. Il en donne pour preuve le Casoar de Java (1), l'Autruche de l'Amérique du Sud (Nandou) et l'Autruche d'Afrique. « Ainsi, dit-il, le Casoar de Java (2), qui vit dans les contrées les plus fertiles du globe, n'a besoin d'aucune économie. C'est pour cela que ses cæcums n'ont que six pouces (3), le côlon et le rectum, un pied (4). Au contraire, chez l'Autruche de l'Amérique du Sud, qui se trouve dans un pays où la nourriture est moins abondante, les cæcums ont trois pieds et dix pouces de longueur, avec une structure interne très complexe. Quant à

(1) Le Casoar n'existe plus aujourd'hui dans l'île de Java.
(2) E. Home [1], p. 421-422.
(3) Le pouce vaut $0^{m},027$.
(4) Le pied vaut $0^{m},324$.

l'Autruche d'Afrique, qui vit dans le désert, ses cæcums ont chacun deux pieds et neuf pouces, avec une tunique interne extrêmement compliquée, ce qui contribue à agrandir singulièrement leur surface. »

Comme on le voit d'après les extraits que je viens de citer, Home, contrairement aux zoologistes qui l'avaient précédé, a pensé qu'il y avait un réel intérêt à fixer son attention sur les cæcums des Oiseaux, et il s'est efforcé de donner à ses recherches une conclusion en harmonie avec les faits qu'il avait pu observer.

Tiedemann et Gmelin (1827), qui furent assurément des observateurs fort judicieux et à qui il ne manqua peut-être que l'esprit de synthèse, avaient aussi remarqué qu'à la limite de l'intestin grêle et du gros intestin, on trouvait, chez la grande majorité des Oiseaux, deux cæcums de longueur différente. Mais, pour eux, les différences tiennent surtout aux variations du régime alimentaire. C'est dans leur mémoire que, pour la première fois, nous trouvons mentionné le fait de la brièveté de ces organes chez les Rapaces diurnes, où ils ne constituent, d'après eux, que deux petites élévations hautes à peine d'une ou deux lignes (1). Ils ont également remarqué que le Héron n'avait qu'un seul cæcum, et qu'il n'y en avait plus le moindre vestige chez le Pic.

Tiedemann et Gmelin ont eu un autre mérite. Comprenant que la connaissance d'un organe ne dépendait pas seulement de l'ensemble des détails morphologiques, ils ont tenté un essai d'examen histologique, et ils nous apprennent qu'on trouve, au milieu des tissus, de nombreuses glandes mucipares. Ils ont même soumis à l'analyse chimique les matières trouvées dans les cæcums de la Poule et du Coq d'Inde, et bien que les renseignements donnés ne nous apprennent pas grand'chose, une telle innovation, dans les méthodes suivies pour l'étude d'un organe, méritait bien d'être signalée.

(1) La ligne vaut $0^{m},002$.

Pour Cuvier (1835) [1], les cæcums sont tellement accessoires au plan d'organisation du canal intestinal des Oiseaux qu'ils ne servent même pas à en limiter certaines divisions ; aussi, d'après lui, n'y a-t-il rien de surprenant qu'ils fassent parfois défaut. « C'est ainsi, dit-il (1), qu'ils manquent ou sont rudimentaires chez les Rapaces diurnes. »

Cuvier ne voit dans les cæcums qu'un organe surajouté, constituant simplement, quand ils existent, une cinquième portion bien inutile, d'ailleurs, de l'intestin des Oiseaux. Pour lui, leur point d'insertion ne sépare nullement l'intestin grêle du gros intestin, mais seulement le côlon du rectum. Quant à la limite entre le petit et le gros intestin, elle se trouverait à l'endroit où l'on remarque chez certains Oiseaux un troisième cæcum qui disparaît généralement, mais qui persiste parfois chez quelques Oiseaux tels que l'Agami, la Bécasse, le Courlis. Persuadé, en outre, que les cæcums n'ont, au point de vue digestif, qu'un rôle insignifiant ou, du moins, très secondaire, Cuvier ne s'est nullement appliqué à en faire une étude attentive : aussi, n'est-il pas surprenant que les observations qu'il nous livre à leur sujet soient parfois inexactes ou, du moins, très incomplètes. Il a été cependant surpris de la variété de leurs formes qu'il ramène à trois : les cæcums cylindriques, les cæcums en fuseau et les cæcums en massue.

Relativement à leur position, on trouve dans Cuvier une remarque fort juste et à laquelle, d'ailleurs, je n'ai jamais trouvé la moindre exception. — « Quand les cæcums sont rudimentaires, dit-il (2), il faut les chercher tout près du cloaque; mais, s'ils sont développés, leur embouchure est rapprochée du dernier coude intestinal. »

Cuvier fait ensuite une revue rapide des différents ordres de la classe des Oiseaux et, à propos de chacun des groupes, il mentionne brièvement les particularités qui peuvent intéresser la présence ou la forme des cæcums.

(1) G. Cuvier [1], p. 276.
(2) G. Cuvier [1], p. 274.

A l'encontre des idées de Cuvier, Carus (1835) place nettement la limite de l'intestin grêle et du gros intestin au point d'insertion des cæcums et, reprenant des observations qui avaient été faites auparavant par un certain nombre de zoologistes et tout particulièrement par Tiedemann et Gmelin (1827), il déclare que les appendices cæcaux sont très longs chez les types qui vivent de substances végétales, tandis qu'ils sont généralement courts chez les Oiseaux se nourrissant de chair.

Carus signale en particulier les cæcums de l'Autruche comme ayant un aspect bien singulier, tant par leur forme extérieure que par la valvule spirale qui existe à leur intérieur et qui leur donne un certain air de ressemblance avec l'intestin des Raies et des Squales, ou avec le gros intestin de l'Esturgeon, rapprochement qu'avaient déjà indiqué plusieurs zoologistes tels que Perrault [**2**] et Buffon [**2**]. Ses observations ont également porté sur le petit cæcum surnuméraire que l'on trouve sur le trajet de l'intestin grêle de quelques Oiseaux. S'inspirant des idées de Macartney (1811), il le considère lui aussi comme le dernier vestige du conduit qui va du sac vitellin à l'intestin, apportant à ce dernier les réserves alimentaires contenues dans la poche vitelline.

L'Herminier (1837) nous prévient dans le titre même de son mémoire que ses recherches anatomiques n'ont porté que sur quelques genres d'Oiseaux rares ou peu connus, sous le rapport de l'organisation profonde. De fait, il ne s'est occupé que de quelques types peu communs et assez difficiles à se procurer tels que l'Hoazin de Buffon (*Phasianus cristatus* Lin.) (1), le Kamichi (*Chauna chavaria* Lin.), etc.

Il semblait tout naturel que son attention fût attirée par les cæcums si singuliers de ces Oiseaux et surtout par ceux du Kamichi ; mais il ne paraît guère les avoir remarqués et

(1) En réalité, l'Hoazin ne fait pas partie de la famille des Phasianidés, il se rattache plutôt à la famille des Pénélopidés et constitue le genre *Opisthocomus*, de Müller.

les tenant sans doute pour des organes d'un intérêt médiocre, il se contente de les mentionner sans en avoir donné la description ou entrepris l'étude. C'est à peine si, à propos de l'Hoazin, qui lui a cependant suggéré des réflexions intéressantes sur le jabot et le ventricule succenturié, ainsi qu'un rapprochement ingénieux avec l'estomac des Ruminants, il signale la présence de deux cæcums cylindriques longs d'un pouce et qui se détachent à huit pouces du sphincter externe.

Il faut reconnaître cependant que les cæcums du Kamichi paraissent l'avoir frappé. Du reste, il aurait été vraiment singulier qu'il n'eût pas remarqué la série des bosselures qu'ils présentent et qui les rapprochent à cet égard de ceux de l'Autruche et du Nandou.

Quant au Turnix tachydrome (*Tetrao andalusicus* Gmel.), qui est le troisième Oiseau qu'il a étudié au point de vue de son organisation interne, il se contente de signaler la présence de deux cæcums cylindriques longs d'un pouce et demi et situés à un pouce de l'anus.

Mais c'est surtout à Meckel (1838), que nous devons l'ensemble de remarques les plus judicieuses sur les cæcums des Oiseaux. A l'inverse de Cuvier (1835), et adoptant en cela les idées de Carus (1835), il considère la présence des cæcums comme une condition très générale de la Classe des Oiseaux et comme un de leurs caractères distinctifs. Le souci de l'exactitude dans l'observation scientifique l'a amené à contrôler les faits signalés par les zoologistes qui l'avaient précédé et, en maintes circonstances, il a lieu de constater que, par suite d'un examen trop superficiel, un certain nombre d'erreurs s'étaient glissées dans les mémoires publiés avant lui. Voici, par exemple, le Cormoran que Perrault, Cuvier, Tiedemann, Carus, etc. décrivent comme n'ayant pas de cæcums. D'après Meckel, au contraire, il en possède deux, assez petits, il est vrai, mais cependant nettement formés. J'ai pu, à mon tour, contrôler l'observation de Meckel et en vérifier la justesse.

Reprenant les observations de Buffon (1770), il remarque, comme l'avait fait, du reste, ce dernier, qu'en général les granivores ont des cæcums bien développés, tandis qu'ils sont fort petits chez les Oiseaux vivant exclusivement de proies. Mais il reconnaît bien vite qu'une pareille loi présente quelques exceptions : ainsi, pour ne citer qu'un cas, pourquoi les Rapaces nocturnes ont-ils des cæcums assez développés, alors que les Rapaces diurnes dont le mode d'alimentation est sensiblement le même n'en ont que de forts petits ?

Meckel est le premier qui nous ait renseignés assez exactement sur l'intérieur des cæcums. Il a observé, en effet, que, du moment que ces organes sont développés, des villosités plus ou moins nombreuses recouvrent leur face interne, surtout à leur portion proximale. Cette observation qu'avait déjà faite Rudolphi nous montre clairement que Meckel, loin de se contenter d'un examen superficiel, a vite compris que la connaissance de pareils organes nécessitait leur étude histologique.

Quant aux recherches ayant pour but d'établir la véritable signification des appendices cæcaux, il déclare qu'elles ont été moins fécondes en solutions heureuses. « Toutefois, dit-il (1), il semble être aussi simple que naturel de les placer sur le même rang que les appendices aveugles du gros intestin des autres Vertébrés, et s'ils sont le plus souvent pairs, cela peut s'expliquer par la loi de la symétrie qui préside de préférence à l'organisation des Oiseaux. »

Chez certains Oiseaux, ces organes affectent une longueur considérable. Meckel explique ce fait en disant que ce n'est là qu'une sorte de suppléance à la brièveté du gros intestin et, ce qui vient à l'appui de cette manière de voir, est la présence de valvules contournées en spirale qu'on observe parfois à leur surface interne et qui en augmentent ainsi le développement.

(1) Meckel, *Traité d'anatomie comparée*, p. 193. Paris, 1838.

Répondant plutôt à une conception de leur esprit qu'aux rigueurs d'une observation bien conduite, quelques zoologistes avaient fait de ces organes de simples appendices de l'intestin grêle. Meckel, au contraire, les place dans le gros intestin. « Il est vrai, dit-il (1), qu'on pourrait prendre ces appendices, à cause des villosités qui hérissent souvent leur origine, pour des prolongements de l'intestin grêle ; mais une telle interprétation sera bien vite abandonnée si on veut bien se rappeler que certains Mammifères, et, en particulier, les Rongeurs ont des villosités dans le cæcum. » Par conséquent, les cæcums des Oiseaux représentant pour Meckel l'organe de ce nom chez les Mammifères, appartiennent donc au gros intestin, et l'endroit où ils débouchent marque la ligne de séparation entre l'intestin grêle et le gros intestin.

Les études de Meckel sur l'intestin des Oiseaux l'ont encore amené à examiner le troisième appendice qu'on observe parfois sur son trajet. Il a remarqué que dans la première période de la vie on trouve toujours chez les Oiseaux un appendice aveugle qui se détache de la partie moyenne de l'intestin grêle et il déclare que selon toute probabilité, ce n'est là qu'un reste du conduit vitellin. Chez la plupart, ce conduit ne tarde pas à disparaître. Meckel, cependant, a cru pouvoir noter que chez les Oiseaux d'eau et de marais, cet appendice subsiste durant toute la vie.

Il convient de signaler l'exactitude de cette observation de Meckel, et de faire remarquer qu'en effet, chez tous les Palmipèdes, on trouve toujours un troisième cæcum vers la région moyenne de l'intestin grêle.

Siebold et Stannius (1849), ne paraissent accorder qu'une importance fort minime à l'existence des cæcums et comme ils ne les ont examinés que très superficiellement, il n'y a pas lieu d'être surpris que leurs observations soient souvent

(1) Meckel, *loc. cit.*, p. 193.

incomplètes, et parfois même, erronées. C'est ainsi, par exemple, qu'ils présentent le Cormoran comme n'ayant qu'un seul cæcum. Ils ont constaté, cependant, que ces organes sont fort développés chez les Oiseaux herbivores et omnivores, alors qu'ils sont généralement très courts chez ceux qui se nourrissent exclusivement de chair. Mais où leur observation a été particulièrement défectueuse, c'est quand ils déclarent qu'on ne trouve pas de villosités à l'intérieur des cæcums, ce qui leur permet de conclure que l'absorption intestinale ne devait pas se faire à leur niveau. C'est là une erreur que leur aurait certainement évitée un simple examen microscopique. Ils ont, toutefois, remarqué la valvule spirale qui parcourt la surface interne des cæcums de l'Autruche, et observé chez quelques types des plissements nombreux dont les directions différentes circonscrivent souvent tout un réseau d'alvéoles.

Eberth (1860) [**1**] me paraît être le premier qui se soit occupé de la structure histologique des cæcums. Entre autres détails, il signale des cils vibratiles dans l'épithélium de leur muqueuse, ajoutant qu'il en a toujours constaté la présence pendant la période embryonnaire et aussi chez le Poulet de seize à dix-sept jours. Il est fort probable qu'Eberth a dû être induit en erreur par quelque défaut de préparation ; car ayant eu l'occasion de suivre le développement du Poulet à tous les stades de sa formation, je n'ai jamais trouvé d'épithélium à cils vibratiles.

Dans un second mémoire [**2**] publié un an plus tard, l'attention d'Eberth se porte sur les glandes closes qu'il avait remarquées dans les cæcums et il croit devoir les rapporter à trois types :

1° Des follicules tout à fait petits enfoncés dans la muqueuse et dans la sous-muqueuse;

2° Des follicules un peu plus gros comprenant trois ou quatre groupes analogues aux follicules des Mammifères ;

3° De grosses glandes résultant de l'agglomération des follicules et pourvues d'une enveloppe tantôt mince, comme

c'est le cas de l'Oie, et tantôt plus épaisse, comme cela a lieu pour la Poule.

Bien que cette distribution en trois groupes des glandes des cæcums me paraisse quelque peu superficielle, on ne peut s'empêcher de reconnaître qu'Eberth s'est bien rendu compte que l'étude des cæcums comportait autre chose qu'un examen superficiel de leur forme ou de leur point d'attache et que les procédés histologiques devaient intervenir si on voulait arriver à une connaissance complète de ces organes.

La question des cæcums des Oiseaux paraît avoir retenu quelque temps l'attention d'Owen (1866). Lui aussi a remarqué que les Rapaces nocturnes ont des cæcums plus développés que les Rapaces diurnes et il se demande quelle peut être la raison de cette particularité. Il suppose que la digestion se fait moins activement chez les Rapaces nocturnes : aussi, pour retenir plus longtemps les matières alimentaires dans l'intestin, celui-ci offre une complexité plus grande.

Owen croit pouvoir établir également un rapport entre les fonctions de locomotion et de respiration d'une part, et le développement des cæcums d'autre part. En outre, tout le porte à penser que le mode d'alimentation peut fort bien expliquer les différences dans le développement de ces organes chez le Casoar et l'Autruche. L'Autruche, qui habite les sables arides du désert, doit avoir un appareil digestif qui lui permette d'utiliser au maximum les aliments qu'elle trouve, tandis que le Casoar, qui vit dans des contrées extraordinairement fertiles, lui fournissant des aliments très digestibles et en grande quantité, n'a pas besoin d'un appareil digestif très compliqué. Voilà pourquoi l'Autruche a des cæcums très développés, alors qu'ils sont bien plus petits chez le Casoar.

Certes, les explications d'Owen ne manquent pas d'une certaine originalité : malheureusement, si elles semblent convenir fort bien aux deux types qu'il a adroitement choisis, on reconnaîtra aisément que de nombreuses exceptions

paraissent en infirmer la valeur. Comment expliquer, en effet, que le Nandou américain (*Rhœa americana* Lath.) — que l'on trouve aussi bien dans les pampas de l'Amérique du Sud que dans les forêts vierges du Brésil, régions singulièrement fertiles et où la nourriture est abondante — ait, malgré cette particularité, des cæcums si développés et atteignant environ 1 mètre de longueur.

Quel que soit le mérite du travail de Duchamp (1873) sur l'anatomie de l'Emeu (*Dromaius Novæ Hollandiæ* Lath.), on n'y trouve que des renseignements bien superficiels sur les cæcums. Il déclare cependant qu'ils sont inégaux et débouchent à un niveau différent ; mais ce dernier détail est en contradiction absolue avec la réalité des faits. Chez cet Oiseau, en effet, j'ai toujours vu les cæcums déboucher face à face, au même niveau du tube intestinal.

Gegenbaur (1874) n'accorde aux cæcums qu'une importance tout à fait secondaire. C'est à peine s'il mentionne leur présence et tout ce qu'il nous déclare à leur sujet peut facilement se résumer dans les lignes suivantes. Chez les Oiseaux, les cæcums sont ordinairement pairs et ne manquent que dans quelques familles. Leur développement offre différents degrés : tantôt ils ne sont que des appendices papilliformes très courts et tantôt ils affectent la forme de tubes très longs.

Ce ne sont là que des renseignemeuts très superficiels qui montrent bien le peu d'importance que Gegenbaur attribuait aux cæcums.

Il convient de faire dans l'historique de cette question des cæcums une place à part à Garrod qui, dans le recueil des *Proceedings* de la Société zoologique de Londres, a publié, de 1872 à 1879, une série d'observations intéressantes sur différents types d'Oiseaux dont quelques-uns sont tout à fait rares et, bien qu'il ne se soit jamais préoccupé du rôle physiologique des cæcums, il n'a jamais manqué de mentionner ces organes et en a parfois donné des descriptions très heureuses. Telle est celle des cæcums de *Chauna der-*

biana qu'il compare à ceux de l'Autruche ; ils sont, en effet, socculés comme ceux de ce dernier Oiseau, ou encore comme ceux du Nandou. Il note également que le Nandou et l'Autruche ont, à la surface interne des cæcums, une valvule spirale qui rappelle celle que l'on trouve dans le cæcum du Lièvre ou du Lapin.

De 1880 à 1882, les *Proceedings* de la Société zoologique de Londres s'enrichissent des observations de Forbes qui non content de signaler l'existence ou l'absence des cæcums, en donne encore assez généralement les dimensions et les formes extérieures.

C'est dans cette même collection qu'a été publié en 1882, un travail de Gadow sur un petit Gallinacé du genre Pterocles. Les cæcums ont été observés avec soin et la description en a été faite avec une certaine minutie. Ils ont 16 pouces de longueur et débouchent à une distance de 15 centimètres de l'anus. Ils sont larges et ont une tunique externe très mince. Quand à leur tunique interne, elle forme six plis longitudinaux faisant fortement saillie vers l'intérieur.

A l'occasion de sa note sur l'anatomie du Pterocles, Gadow croit devoir entrer dans certains détails au sujet des cæcums. Pour lui, ces organes méritent une étude particulière et, à ne considérer les choses qu'à un point de vue très superficiel, il lui semble tout d'abord qu'on pourrait distribuer les Oiseaux en deux groupes : ceux qui possèdent des cæcums ou Menotyphles (1) (terme dont s'était déjà servi Hæckel pour les désigner) et ceux qui n'en ont pas ou Lipotyphles (2). Mais en observant de plus près, Gadow a bien vite acquis la conviction que c'est là une erreur ; car, s'il existe aujourd'hui des Oiseaux qui n'ont pas de cæcums, la raison en est que ces organes ont été perdus, soit philogénétiquement, soit même durant le développement ontogénétique. Pour lui, l'Oiseau primitif (*Bird stock ancestral*) devait assu-

(1-2) Le texte anglais porte les mots : *Menotyphlous et Lipotyphlous.*

rément posséder des cæcums. Du reste, cette façon de voir est également partagée par Garrod.

Gadow pousse plus loin ses conclusions et il ne craint pas de déclarer que chez l'embryon, les appendices cæcaux sont tout aussi nets chez l'individu qui, à l'âge adulte, en sera dépourvu, que chez celui qui en possédera deux bien développés. Ainsi, chez le Pigeon, les faibles dimensions de ces appendices seraient dues à ce fait qu'ils ne continuent pas leur évolution. Ils sont arrêtés dès le premier stade et restent ainsi à l'état rudimentaire. Quant aux types dépourvus de cæcums, il déclare que chez eux l'arrêt dans le développement est poussé à sa limite extrême. En conséquence, Gadow revient sur sa première idée et il considère comme une erreur la distinction en deux groupes de la classe des Oiseaux, uniquement basée sur la présence ou l'absence des cæcums. En réalité, tous en possèdent au moins à un certain moment de leur développement. Il est en outre persuadé que chez les Oiseaux qui ont des cæcums très développés, ces organes doivent avoir une certaine utilité, bien qu'il ne puisse se prononcer sur leur rôle. Quant aux Oiseaux qui n'ont que des cæcums rudimentaires et ne contenant jamais de chyle à leur intérieur, il est probable que ces organes n'ont pas de fonction physiologique. Il suppose toutefois que chez les types où ils n'ont pas tout à fait avorté, les glandes que renferment leurs parois produisent une sécrétion qui doit avoir une certaine utilité comme cela s'observe dans certains organes rudimentaires et il cite à l'appui l'appendice vermiculaire de l'Homme et aussi le thymus.

Les idées de Gadow étaient séduisantes : malheureusement il était à craindre qu'elles ne fussent plutôt un produit de son imagination que le résultat d'observations sagement conduites : j'ai voulu les soumettre au contrôle de l'expérience et grâce au procédé des coupes en séries, pratiquées dans la région où se trouve la place normale des cæcums, c'est-à-dire à la limite de l'intestin grêle et du gros intestin, chez divers types où ces organes paraissent com-

plètement atrophiés et, tout particulièrement, chez le Pic, j'ai pu constater que nulle part il n'était possible de signaler la moindre trace d'un organe atrophié durant le développement ontogénétique. Reste l'hypothèse d'une atrophie philogénétique ; mais ce n'est là qu'une hypothèse et si séduisante qu'elle puisse paraître, il lui manque le contrôle indispensable de l'expérimentation.

De l'ensemble des mémoires que je viens de résumer dans les pages précédentes, il ressort clairement que tous les cæcums ne sont pas construits sur le même type. D'un genre à un autre, et souvent même, d'une espèce à une autre, ils présentent des différences notables. L'observation en a été faite plusieurs fois ; mais personne ne l'a mise plus heureusement en lumière que Beddard (1886). Dans une note donnée aux *Proceedings* de la Société zoologique de Londres [**1**], après avoir étudié quelques points d'anatomie du *Chauna chavaria*, il constate que les cæcums de ce dernier diffèrent sensiblement de ceux d'une espèce voisine : *Chauna derbiana*. Dans la première espèce, en effet, ils ne sont plus symétriques et le cæcum droit est légèrement plus long que le cæcum gauche : il a une forme conique remarquable et mesure 3 pouces et demi. Le gauche affecte une forme différente : sa moitié promixale a bien un diamètre égal à celui du cæcum droit ; mais au lieu d'aller graduellement en diminuant, il se rétrécit brusquement et n'a plus alors qu'un diamètre très faible.

C'est encore à Beddard [**5**] que nous devons cette note particulièrement intéressante, publiée dans l'*Ibis* et relative au *Calodromas elegans*, Oiseau faisant partie de la famille des Tinamous et devenu aujourd'hui assez rare. Les appendices cæcaux ne ressemblent en rien à ceux des autres types et leur forme extérieure rappelle plutôt une grappe de raisin. Devant revenir plus loin sur cette note de Beddard, je ne veux retenir pour le moment que l'observation qu'il a faite sur l'aspect de sa tunique interne qui ressemble, d'après lui, au réseau d'alvéoles que présente

l'estomac ou, plus exactement, le bonnet des Ruminants.

Du reste, deux figures très explicatives accompagnent le texte : la première représentant la forme générale des cæcums et la seconde, le réseau alvéolaire formé par les plissements de la muqueuse.

Pour Wiedersheim (1890), c'est à partir des Reptiles que l'on voit apparaître sur la portion initiale de l'intestin terminal le diverticule spécial qui constitue le cæcum.

Il constate que, chez les Oiseaux, les cæcums sont généralement pairs, pouvant parfois acquérir une longueur considérable, supérieure même à celle de l'intestin. Il déclare, en outre, que lorsqu'ils sont développés ils jouent un rôle important dans les phénomènes digestifs ; car, dans ce cas, l'étendue de la muqueuse digestive se trouve considérablement augmentée et cette augmentation est portée au maximum quand il existe, comme chez l'Autruche, un repli décrivant plusieurs tours de spire.

Je terminerai ce simple aperçu historique par les quelques réflexions que la question des cæcums a suggérées à Oppel (1897). Frappé du nombre de glandes closes que possèdent ces organes chez l'Oiseau, il a essayé de les ramener à un certain nombre de types et il déclare qu'on peut les subdiviser en trois espèces :

1° Les tout à fait petites qui sont enfoncées dans la profondeur de la muqueuse ;

2° Celles qui ont un volume plus grand et dont les cellules comprennent trois ou quatre petits noyaux ;

3° Enfin, les plus volumineuses dont les cellules renferment un plus grand nombre de noyaux.

Oppel admet qu'il existe une corrélation entre le volume des cæcums et l'importance de la nourriture végétale. D'après lui, les cæcums sont un héritage des Reptiles chez lesquels il semble exister la même corrélation que chez les Oiseaux au point de vue de l'alimentation.

En résumé, les recherches bibliographiques auxquelles je me suis livré me permettent de conclure que si l'existence

des appendices cæcaux des Oiseaux a été constatée par un certain nombre de zoologistes, la plupart ne leur ont accordé qu'une attention médiocre ou bien ont publié à leur sujet des observations erronées concernant leur position ou leur nombre, se tenant pour satisfaits quand ils avaient mentionné approximativement leur longueur ou indiqué très vaguement leur forme.

Mais personne jusqu'ici ne s'est occupé sérieusement de leur rôle physiologique et si quelques timides hypothèses ont été parfois hasardées, je n'ai pas eu de peine à me convaincre qu'aucune expérience n'a été produite à l'appui. Personne ne les a soumis à un rigoureux examen histologique et à part peut être Oppel qui, d'ailleurs, s'est véritablement inspiré des réflexions d'Eberth (1861) et qui ne nous indique ni sa technique, ni l'interprétation qu'il convient de donner à ses observations, aucun anatomiste n'a songé à étudier en détail les éléments qui les composent et à comparer leur structure avec celle de l'intestin.

En outre, c'est en vain qu'on chercherait une étude sur leur développement embryologique. Et cependant, n'eut-il pas été intéressant de nous faire assister à leur apparition, de nous montrer le mode de différenciation de leurs différents tissus, de nous indiquer comment se forment les villosités et les glandes et à quel stade on peut les voir apparaître?

§ 3. — **Division du travail.**

L'ensemble de mes observations relatives aux cæcums des Oiseaux m'a amené à diviser mon travail en trois parties, groupant ainsi sous trois chefs principaux les questions que je me suis posées à leur sujet.

La première partie sera consacrée à l'*Anatomie macroscopique;* la seconde à l'*Histologie* et à la *Physiologie;* la troisième à l'*Embryologie*.

Dans la première partie, après quelques considérations

générales sur les cæcums et après avoir exposé la technique suivie, j'étudierai leurs différentes formes, leur vascularisation, leur innervation et j'essaierai ensuite d'établir quelques rapprochements avec les cæcums des Reptiles et des Mammifères. Un chapitre spécial sera réservé au troisième cæcum.

La deuxième partie comprendra deux chapitres : l'un consacré à l'Histologie; l'autre à la Physiologie. Dans le premier de ces chapitres j'étudierai également l'Histologie du troisième cæcum.

Enfin, dans la troisième partie consacrée à l'Embryologie, je me suis proposé de montrer les stades successifs parcourus par les cæcums depuis leur apparition jusqu'à leur complet développement, examinant successivement le mode de formation de leurs tissus et la date de leur apparition.

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE MACROSCOPIQUE

CHAPITRE PREMIER

FORMES DES CÆCUMS

§ 1er. — Considérations générales.

La première idée qui doit tout naturellement se présenter à l'esprit quand on étudie les cæcums des Oiseaux et à laquelle, du reste, Gadow semble s'être arrêté quelque temps est de diviser la classe des Oiseaux en deux groupes : ceux qui n'ont pas de cæcums, comme la plupart des grimpeurs et un certain nombre de Colombins, et ceux qui en possèdent. Ce dernier groupe, à son tour, pourrait se subdiviser en types n'ayant qu'un seul cæcum comme le Héron et en types en ayant deux, tantôt très courts comme les Rapaces diurnes et tantôt très développés, comme la plupart des Gallinacés et des Coureurs. Mais une telle classification, outre qu'elle nous exposerait à placer souvent côte à côte des individus qui n'ont que des liens fort lointains de parenté, aurait encore l'inconvénient d'établir un certain nombre de groupes d'importance très inégale et de ne pas nous renseigner sur les formes de ces organes. Or, on peut observer chez les cæcums des Oiseaux une très grande diversité de formes (Pl. I). Suivant les ordres, leur aspect se modifie et il n'est pas rare de constater parfois des différences assez notables entre deux espèces voisines apparte-

nant cependant au même genre, comme a pu l'observer Beddard [1] à propos du *Chauna chavaria* et du *Chauna derbiana*. Toutefois, malgré les variations qu'affectent ces organes, je crois pouvoir formuler déjà quelques considérations dont l'exactitude sera plusieurs fois vérifiée au cours de cette étude.

1° Quand les cæcums sont très petits, ils sont toujours situés près de l'extrémité anale (observation déjà faite par Cuvier).

2° Chez les individus où ces organes sont bien développés, on trouve toujours à leur intérieur des valvules conniventes et, parfois, de nombreuses striations longitudinales, tandis que chez les Oiseaux dont les cæcums sont très petits la surface interne est lisse et sans valvules.

3° Dans chaque Ordre on trouve habituellement un individu dont les cæcums représentent ce qu'on pourrait appeler la forme type de cet Ordre et que l'on peut considérer comme ayant servi de modèle aux appendices cæcaux des individus qui le composent.

4° Toutes les fois que les cæcums sont développés, les résidus de la digestion y pénètrent et peuvent y séjourner un temps plus ou moins considérable, tandis que chez les Oiseaux dont les cæcums sont très réduits, le contenu de l'intestin ne pénètre jamais à leur intérieur et on n'y trouve guère qu'un liquide filant tel qu'en produisent les glandes lymphoïdes.

§ 2. — Technique.

A part peut-être les cæcums de l'Autruche dont l'aspect extérieur a été assez heureusement décrit, nous ne possédons que fort peu de renseignements sur les formes diverses de ces appendices et quand les zoologistes ont bien voulu déclarer que tels cæcums sont longs, tandis que d'autres sont courts, que ceux-ci sont terminés en pointe alors que quelques-uns sont renflés à leur portion distale, ils n'estiment pas devoir entrer dans d'autres détails morpholo-

giques. Cela tient évidemment à ce que les échantillons observés étaient généralement peu frais, les cæcums ne tardant pas alors à se déformer et ne reproduisant plus désormais l'aspect qu'ils ont chez l'animal vivant. Il était donc important de trouver un procédé qui permît de donner à ces organes leur allure primitive.

Certes, le gonflement à l'air et à l'eau m'ont parfois rendu quelques services; mais par suite de diffusions inévitables à travers les parois, des déformations se produisent et les cæcums n'apparaissent plus alors dans leur forme normale.

Avec la gélatine, ces inconvénients sont supprimés et c'est à ce procédé que j'ai eu habituellement recours. On commence par laisser ramollir les feuilles de gélatine dans l'eau distillée ; puis, après les avoir retirées, on les presse et on les met dans un vase contenant de l'eau que l'on chauffera à une température variant entre 30 et 40 degrés. Il n'est pas inutile d'observer une certaine proportion entre le volume de la gélatine et la quantité d'eau employée à la fusion et l'expérience m'a appris que les meilleures solutions sont celles où, sur 100 volumes d'eau, la gélatine entre pour une proportion de 20 volumes.

Quand la gélatine a fondu, on charge une seringue à injection et on gonfle progressivement les cæcums qui reprennent ainsi peu à peu leur aspect normal.

Pour obtenir de bonnes préparations, je signalerai deux précautions préliminaires à prendre. Il faudra :

1° Bien laver d'abord les cæcums pour les débarrasser des matières résiduelles qui peuvent les obstruer;

2° Éviter qu'il n'y ait de l'air dans la seringue : sans celo la paroi du cæcum s'affaisse en face de la région où l'air s'est introduit.

L'injection faite, on porte rapidement la pièce dans un baquet d'eau froide jusqu'à solidification de la gélatine. Une telle préparation peut se conserver indéfiniment. Le seul inconvénient qu'on ait à redouter, c'est que la gélatine

venant à se contracter, il pourra se produire des rides à la surface externe des cæcums ; mais il sera facile de parer à cet inconvénient en plongeant la préparation dans une solution d'eau formolée.

C'est surtout pour les pièces conservées dans l'alcool que la gélatine rendra de réels services. L'alcool, en effet, durcit les tissus et les déforme ; mais si on laisse mariner ces pièces pendant vingt-quatre heures dans un vase d'eau tiède, elles retrouvent une partie de leur souplesse et une injection à la gélatine permettra alors de reconstituer les formes primitives.

C'est sur des pièces ainsi préparées que les planches relatives à la forme des cæcums ont été exécutées et j'ai tout lieu de croire que les moindres détails de leur aspect extérieur ont pu être ainsi reproduits avec beaucoup de fidélité.

Le procédé à la gélatine a un autre avantage. Il permet de mettre en évidence des appendices tellement rudimentaires que tout d'abord, ils ont pu échapper à une observation des plus minutieuses, et j'ai pu, maintes fois, grâce à cette méthode, découvrir deux petits cæcums dans le tube intestinal de tels Oiseaux qu'on avait toujours signalés jusqu'ici comme n'en possédant pas.

M'occupant de la technique suivie, je devrais également indiquer les procédés mis en œuvre pour étudier la vascularisation et l'innervation de ces organes ; mais j'ai cru préférable d'en renvoyer la description au commencement des chapitres se rapportant à ces diverses questions.

§ 3. — Les cæcums dans les différents ordres (1).

Grimpeurs. — Les Oiseaux qui composent cet ordre sont presque tous dépourvus de cæcums. Toutefois, d'après Sie-

(1) Grâce à M. Vislo, dont j'ai mis si souvent à contribution l'aimable complaisance, la détermination des nombreux types que j'ai eu à examiner m'a été rendue facile. Qu'il veuille bien agréer tous mes remerciements.

bold et Stannius, on en trouve deux comparables à des papilles chez les Pics, et Owen lui-même en signale deux très réduits chez le Pic vert (*Gecinus viridis* Lin.); mais, d'après lui, ils sont tellement adhérents à l'intestin qu'ils peuvent passer complètement inaperçus. L'observation d'Owen, comme celle de Siebold et Stannius, est en contradiction avec celle de la plupart des zoologistes tels que Tiedemann, Carus, Cuvier, etc., qui n'ont jamais remarqué de cæcums chez les Pics.

Je n'en ai pas trouvé non plus, et malgré l'examen attentif auquel j'ai soumis l'intestin de l'Épeiche (*Picus major* Lin.), il m'a été impossible d'y découvrir la moindre trace d'appendices cæcaux.

A mon avis, le seul Grimpeur qui en possède est le Coucou; mais les observations faites à ce sujet ne nous permettraient d'avoir que des idées très confuses. Ainsi, tandis que Siebold et Stannius déclarent que le Coucou n'a que des cæcums très courts, Cuvier et Meckel nous apprennent qu'il en a de considérables. Buffon a été plus près de la vérité en disant que les cæcums du Coucou étaient de longueur inégale. De fait, j'ai pu constater que, pour un tube intestinal de 28 centimètres, le Coucou possédait deux cæcums inégaux ayant partout même calibre, qui, d'ailleurs, est fort réduit, et dont les longueurs respectives mesurent 35 millimètres pour le cæcum gauche et 45 pour le cæcum droit. La distance de ces cæcums à l'extrémité anale est de 35 millimètres.

Rapaces. — Il n'y a pas un groupe parmi les Oiseaux où la constance dans la forme des cæcums soit mieux observée que dans l'ordre des Rapaces. Quoi qu'en aient dit certains zoologistes, il existe toujours deux cæcums; seulement, ils sont complètement différents, suivant qu'on considère un Rapace diurne ou un Rapace nocturne.

Les Rapaces diurnes ont des cæcums courts, représentés par deux petites saillies accolées à l'intestin, et, pour ma part, je ne suis nullement surpris de la remarque de Cuvier,

déclarant que les Rapaces diurnes n'ont pas de cæcums. Ces organes, en effet, sont parfois si petits qu'ils peuvent très bien échapper à l'œil de l'observateur, et, d'après une remarque faite précédemment, ils sont toujours situés au voisinage de l'anus. En outre, leur surface interne est toujours lisse et jamais on n'y trouve de résidus alimentaires. Les saillies, ou plutôt les papilles qui les constituent, dépassent rarement 3 à 4 millimètres. Je leur ai trouvé 3 millimètres chez l'Épervier (*Accipiter nisus* Lin.) et le Busard Montagu (*Circus cineraceus* Mont.), 4 millimètres chez le Vautour (*Neophron percnopterus* Sav.) et chez l'Aigle (*Aquila fulva* Lin.). Quant à leur forme, on ne trouve que de légères différences, et si, chez l'Aigle (*Aquila fulva* Lin.), ils ont un aspect sensiblement ovalaire, chez la plupart, au contraire, ils ont un aspect légèrement conique qu'on ne peut bien mettre en évidence qu'en les séparant des feuillets mésentériques qui les recouvrent.

L'opinion de Cuvier relative à l'absence générale des cæcums chez les Rapaces diurnes est partagée par un grand nombre de zoologistes. C'est ainsi que Home, Siebold et Stannius présentent le Vautour comme n'ayant pas de cæcum. Du reste, Perrault lui-même avait déclaré que l'Aigle royal mâle n'en possédait pas, et peut-être, est-ce le souvenir de cette observation erronée de Perrault qui a fait dire à Buffon que les cæcums faisaient défaut chez le mâle du petit Aigle, et que l'Émerillon mâle n'en avait qu'un et, parfois même, pas du tout. En réalité, tous ces types ont deux cæcums fort petits qui ont pu échapper facilement à un examen superficiel, mais qu'une injection à la gélatine permet de mettre en évidence. J'ai pu tout particulièrement observer le cas du Vautour, que l'on présente généralement comme dépourvu de cæcums. Or, dans un Vautour d'Angol (*Gypohierax angolensis* Gmel.) dont j'ai fait la dissection, j'ai remarqué deux petits cæcums de 3 millimètres, à 6 centimètres de l'anus. Ils sont tellement accolés à l'intestin qu'à moins de les gonfler à la gélatine, il est impossible de les apercevoir.

Les Rapaces nocturnes, au contraire, ont des cæcums plus développés : 10 centimètres chez le Grand-Duc (*Bubo maximus* Sibb.), 9 chez la Hulotte (*Syrnium aluco* Lin.), 6 chez l'Effraie (*Stryx flammea* Lin.). Leur forme est toujours la même. Ils présentent d'abord un pédicule rétréci et allongé qui se termine sous forme ellipsoïdale ; c'est ce que les zoologistes appellent la terminaison en massue.

Comme type, on peut signaler les cæcums de l'Effraie (*Stryx flammea* Lin.). Il arrive même que chez quelques-uns, comme la Hulotte (*Syrnium aluco* Lin.), le renflement terminal est séparé par un étranglement très marqué du pédicule cylindrique qui se trouve à l'origine.

Mais le cas le plus singulier est présenté par le Secrétaire ou Vautour du Cap (*Serpentarius reptilivorus* Daud.). Les zoologistes lui assignent parfois une place intermédiaire entre les Rapaces diurnes et nocturnes. Leur façon de voir se trouve justifiée par le fait curieux, qu'il m'a été donné d'observer, de la présence de deux paires de cæcums : deux petits cæcums de Rapace diurne, longs de 5 millimètres, à 9 centimètres de l'anus, et deux cæcums plus développés de Rapace nocturne, d'une longueur de 5 centimètres et situés à $1^{m},25$ de l'anus. N'ayant eu à ma disposition qu'un seul type, je ne puis dire si l'observation que je viens de signaler est un simple fait d'exception ou si la présence d'une double paire de cæcums est habituelle. Dans ce dernier cas, le passage des Rapaces diurnes aux Rapaces nocturnes serait réalisé, au moins en ce qui concerne les cæcums, par le Vautour du Cap.

Passereaux. — C'est chez les Passereaux que l'on trouve les cæcums les plus petits. S'ils atteignent parfois 9 millimètres comme chez le grand Corbeau (*Corvus corax* Lin.), dans le plus grand nombre de types de cet ordre, ils ne dépassent pas 5 millimètres et on en trouve même dont la longueur n'atteint qu'un millimètre : c'est le cas du Bengali (*Estrilda amandava* Lin.), du Diamant de Chine (*Tæniopygia castanotis* Gould.), du Bouvreuil (*Pyrrhula europæa* Leach).

impossible d'ailleurs de les observer si on ne déroule pas avec précaution l'intestin et si on ne fait pas une injection à la gélatine.

Presque toujours ils ont une forme ovoïde avec un mince pédicule les rattachant à l'intestin. Quand à leur direction, deux cas peuvent se présenter : tantòt ils sont accolés à l'intestin et, par conséquent, parallèlles à son axe et tantôt ils paraissent implantés sur l'intestin, formant alors une sorte de hernie dont la direction est perpendiculaire à l'anse intestinale sur laquelle ils s'insèrent. Le premier cas est réalisé par la Corneille mantelée (*Corvus cornix* Lin.) et, en général, par les Passereaux dont les cæcums atteignent ou dépassent 5 millimètres, le second cas comprend tous ceux dont les cæcums n'ont que 3 ou 4 millimètres.

C'est certainement à la difficulté d'apercevoir les cæcums si réduits de certains Passereaux qu'il faut attribuer les observations contradictoires des zoologistes à l'égard de cet ordre. Ainsi, pour Siebold et Stannius, l'Hirondelle n'a pas de cæcums alors que Meckel déclare qu'elle en possède au contraire deux. Pour Cuvier, l'Alouette est également dépourvue de ces appendices ; mais Meckel la signale comme en ayant deux. Du reste, Cuvier, après avoir cité le Bruant comme dépourvu d'appendices cæcaux le signale quelques lignes plus bas comme en possédant deux.

En résumé, je crois pouvoir conclure de l'ensemble de mes recherches, que tous les Passereaux ont des cæcums. Seulement, ils sont parfois si petits qu'on a souvent quelque difficulté à les percevoir.

Colombins. — La plupart des Colombins n'ont pas de cæcums et chez les quelques types possédant ces appendices, on remarque qu'ils sont toujours très courts et situés à une très faible distance de l'anus. Je leur ai trouvé une longueur de 2 millimètres chez la Tourterelle rieuse (*Turtur risorius* Lin.), chez le Pigeon sauvage (*Columba livia* Bp.), et chez le Pigeon ordinaire (*Columba domestica* Lin.). Leur distance à l'anus varie alors entre 4 et 5 centimètres. Les plus petits

appartiennent à la Colombe poignardée (*Phlogœnas luzonica* Scop.), où les dimensions ne sont plus que d'un millimètre.

Je n'en ai trouvé ni chez le *Carpophaga chalybura* (Bp.), ni chez le Pigeon Nicobar (*Calœnas nicobarica* Lin.) dont l'intestin est pourvu dans sa portion terminale d'une valvule spirale comme on en trouve dans les cæcums de l'Autruche ou dans l'intestin des Sélaciens.

Il est probable que les faibles dimensions des cæcums chez les Colombins ont dû souvent empêcher leur observation. Aussi, n'est-il pas surprenant que Cuvier ne les ait pas aperçus chez le Pigeon couronné et chez la Tourterelle.

GALLINACÉS. — Dans cet ordre, les cæcums existent toujours. Ils sont généralement longs et la portion de l'intestin où ils débouchent est souvent éloignée de l'anus d'une distance qui, chez l'Hoazin (*Opisthocomus* Müll.) peut aller jusqu'à 20 centimètres, chiffre qui n'est dépassé que par les grands Coureurs tels que l'Autruche et le Nandou.

Quant aux formes, elles sont très variables et bien que dans les cas les plus habituels ils soient cylindriques et sans le moindre renflement comme on peut l'observer chez les Pénélopes et aussi chez la Poule, quelques-uns, au contraire, sont sacculés comme le sont les cæcums de la plupart des grands Coureurs. C'est le cas du Ganga (*Pterocles alchata* Lin.) chez qui les cæcums ne sont qu'une longue série de boursouflures depuis leur portion proximale jusqu'à l'extrémité. Toutefois, chez le Ganga de Madagascar (*Pterocles personatus* Gould.) les boursouflures sont moins nettes. On n'aperçoit d'abord qu'un léger renflement à la base, puis on les voit s'allonger en cône et se terminer par une sorte de bourgeon ovoïde qui se détache nettement de l'ensemble de l'organe.

On en trouve qui sont rétrécis à leur base, renflés au milieu et se terminant ensuite en pointe : c'est le cas de l'Argus (*Argus* Tem.) et du Faisan de l'Annam (*Gennæus beli*, Oust.). Chez ce dernier les cæcums ont une longueur

de 16 centimètres et une forme nettement ovoïde ; ainsi, alors qu'ils n'ont qu'un diamètre de 5 millimètres à la portion proximale, ils atteignent 18 millimètres à leur portion moyenne et 5 millimètres à l'extrémité.

Je signalerai également les cæcums de la Pintade vulturine (*Numida vulturina* Hardw.) qui ont une longueur de 13 centimètres : ils n'ont d'abord qu'un faible diamètre, mais ils se dilatent brusquement et restent ainsi renflés jusqu'à leur extrémité qui se termine sous forme arrondie. De cette forme particulière de cæcums, je rapprocherai ceux du Dindon sauvage (*Meleagris americana* Bartr.) qui n'en diffèrent que par leur longueur qui atteint 20 centimètres.

La plupart des cæcums sont égaux chez les Gallinacés : j'en ai cependant trouvé d'inégaux. Tel est le cas du Hocco (*Crax alector* Lin.) dont l'intestin démesurément long atteint $3^{m},48$ et dont les cæcums ont des longueurs respectives de 15 et de 14 centimètres. Leur distance à l'anus égale 12 centimètres.

La longueur des cæcums est très variable dans ce groupe. Les plus courts paraissent être ceux de l'Hoazin (*Opisthocomus cristatus* Müll.) qui n'ont que 25 millimètres de longueur, tandis que les plus longs appartiennent, sans contredit, au Coq de bruyère (*Tetrao urogallus* Lin.). Je leur ai trouvé une longueur de 55 centimètres pour un intestin de $1^{m},40$ et, ce qui chez eux m'a paru particulièrement remarquable, c'est la présence de sept bandes longitudinales, parallèles entre elles et faisant fortement saillie vers l'intérieur (Pl. II, fig. 7).

Entre les cæcums de l'Hoazin et ceux du Coq de bruyère, je pourrais placer au point de vue de la longueur, les cæcums d'une foule de Gallinacés dont voici quelques types :

Chez la Caille, la longueur des cæcums atteint	......	9	centim.
— le Talégalle	—	12	—
— une Poule jeune	—	13	—
— la Perdrix	—	16	—
— une Poule vieille	—	26	—

Échassiers. — Chez les Échassiers, les cæcums contrastent singulièrement par leurs faibles dimensions avec la taille souvent considérable des individus. Ils existent cependant, et bien que Beddard ait déclaré n'en avoir pas trouvé dans le *Balæniceps rex* (Gould) et Cuvier dans le Phalerope rouge (Cuv.) je n'ai jamais rencontré de type qui en soit complètement dépourvu. Il est vrai que quelques Oiseaux de cet ordre, appartenant généralement à la famille des Hérons : le Butor (*Botaurus stellaris* Lin.), le Plongios (*Ardea minuta* Lin.), le Savacou (*Cancroma cochlearia* Lin.), etc., n'en ont qu'un, d'ailleurs fort petit et ne dépassant jamais 4 ou 5 millimètres. J'en ai trouvé cependant qui dépassaient 10 centimètres comme j'ai pu l'observer chez l'Oiseau royal (*Balearica pavonina* Lin.).

Quant à leur forme, on trouve toutes les transitions depuis les cæcums courts et ellipsoïdes de l'Ibis qui ne dépassent pas 5 millimètres, jusqu'aux cæcums de l'Oiseau royal qui sont cylindriques comme le sont la plupart des cæcums des Gallinacés.

Les cæcums de l'Ibis me paraissent représenter le mieux le type de la forme de ces organes dans l'ordre des Échassiers. Comme on l'a vu plus haut, ils sont courts et ovoïdes et débouchent latéralement dans l'intestin ; mais le cas de cæcums courts et cylindriques débouchant côte à côte à l'origine du gros intestin se présente encore assez souvent : c'est ce qu'on peut remarquer chez la Cigogne.

Je signalerai également les cæcums du Marabout (*Leptoptilos cruminiferus* Cuv.) qui, bien qu'ayant l'aspect général et la forme des cæcums de l'Ibis, se terminent par une sorte d'appendice cœcal séparé du corps de l'organe par un faible étranglement : — ceux du Courlis qui sont légèrement inégaux, ayant respectivement 6 et 5 centimètres : d'abord minces, puis se renflant graduellement et se terminant ensuite en pointe ; — ceux du Râle qui affectent la forme en massue ; — et tout particulièrement ceux du Kamichi huppé (*Chauna chavaria* Lin.), qui sont, avec ceux du Tina-

mou, les cæcums les plus singuliers qu'il m'ait été donné d'examiner. Chez le Kamichi, l'intestin grêle, qui est de très faible calibre puisqu'il n'a qu'un diamètre de 6 millimètres, est nettement séparé du gros intestin à l'origine duquel on remarque deux cæcums très renflés à leur portion proximale, où ils présentent un diamètre de $2^{cm},5$. Ils n'ont que 5 centimètres de longueur et se terminent brusquement en pointe. Ce qui frappe tout d'abord, c'est une série de boursouflures annulaires très visibles à l'extérieur et séparées intérieurement par des valvules conniventes parallèles entre elles, telles qu'en présentent tout particulièrement les grands Coureurs. L'Herminier, qui avait déjà vu les cæcums si singuliers du Kamichi, n'en avait pasdonné de description. Il paraîtrait donc assez rationnel de ranger le Kamichi parmi les Coureurs si, toutefois, la forme des cæcums offrait un caractère suffisant pour la classification.

Si le Kamichi établit une sorte de transition entre les cæcums des Échassiers et des Coureurs, il existe également un autre type qui relie les Échassiers aux Gallinacés en même temps qu'aux Coureurs : c'est l'Outarde.

Les zoologistes ont fréquemment signalé la famille des Alectoridés comme formant le passage des Échassiers aux Gallinacés : ils ont de commun avec les premiers la longueur de leurs pattes et, avec les seconds, la forme du bec et le genre de vie. Quant aux cæcums, ils rappellent ceux de certains Gallinacés tout en conservant des caractères des appendices cæcaux des Échassiers. Ils ont une longueur de 18 centimètres et sont situés à 15 centimètres de l'anus. Ils débouchent au même niveau et, à un centimètre de leur embouchure, on aperçoit une dilatation très marquée (caractères des cæcums d'Échassiers), visible surtout à la courbure externe. Cette dilatation se poursuit pendant 5 centimètres, puis s'atténue peu à peu jusqu'à l'endroit où les les cæcums reprennent la forme cylindrique qu'ils conservent jusqu'à leur extrémité qui est arrondie comme le sont les cæcums des Gallinacés.

Ces observations se rapportent à l'Outarde canepetière ; mais chez la grande Outarde (*Otis tarda* Lin.), les cæcums présentent un aspect différent. Ils sont nettement sacculés comme chez la plupart des Coureurs.

Par conséquent, si la petite Outarde présente des cæcums qui, tout en ayant des caractères de cæcums d'Échassiers, rappellent par leur longueur et leur portion distale les cæcums des Gallinacés, la grande Outarde, au contraire, présente plutôt des cæcums rappelant ceux des grands Coureurs.

Je signalerai également les cæcums de la Cigogne qui sont cylindriques et n'ont qu'une longueur d'un centimètre. Seulement, au lieu de déboucher latéralement, comme cela a lieu pour l'Ibis et le Marabout, ils sont accolés à l'intestin suivant une direction parallèle à son axe et débouchent côte à côte.

Palmipèdes. — L'ordre des Palmipèdes présente des différences considérables relativement à la longueur et à la forme des cæcums. Il y en a de fort longs et de remarquablement petits ; aussi, n'est-il pas rare de voir signaler un certain nombre de types qui n'en possèdent qu'un seul.

Parmi les types qui n'en possèdent qu'un seul, les zoologistes signalent la Grèbe (Owen), le Plongeon (Tiedemann et Gmelin, — Siebold et Stannius), le *Colymbus cristatus* (Siebold et Stannius), le Harle (Carus), *Plotus*, *Podiceps* et *Haliæus* (Oppel), *Plotus Anhinga* (Garrod), etc.

Quant au Cormoran, tantôt il est décrit comme possédant deux petits cæcums (Garrod), tantôt comme n'en possédant qu'un seul (Siebold et Stannius), et le plus souvent comme n'en ayant aucun (Perrault, Cuvier, Carus, Owen). En réalité, tous les Oiseaux de ce groupe possèdent deux cæcums : seulement, comme ils sont parfois très petits et souvent accolés l'un à l'autre, il n'y a pas lieu d'être surpris que certains types aient été décrits comme n'en possédant pas ou bien comme n'en possédant qu'un seul. Cette observation s'applique surtout au Cormoran chez lequel j'ai toujours

trouvé deux cæcums longs d'un centimètre et situés à 6 centimètres de l'anus.

Toutefois, malgré la diversité des types qui composent cet ordre, on peut établir deux grands groupes au point de vue des cæcums.

1° Les Palmipèdes vivant habituellement dans la mer ou Palmipèdes marins.

2° Les Palmipèdes séjournant de préférence à terre ou Palmipèdes terrestres.

Les premiers ont tous des cæcums courts et accolés à l'intestin, tandis que les seconds ont toujours des cæcums plus ou moins allongés et simplement reliés à l'intestin par des feuillets du mésentère.

Il est vrai de dire que lorsque les cæcums sont courts, l'intestin est largement développé, établissant ainsi l'un de ces balancements organiques que nous voyons si souvent dans la nature.

Dans le premier groupe on peut signaler :

La Mouette à pieds rouges qui a un intestin de 54 centimètres et deux petits cæcums de 6 millimètres à 3 centimètres de l'anus ;

L'Albatros qui a un intestin très long (dont les dimensions n'ont pu être prises par suite de son mauvais état de conservation) et deux cæcums de 8 millimètres à 7 centimètres de l'anus ;

Le Harle qui a un intestin de $1^{m},40$ et deux petits cæcums de 25 millimètres à 7 centimètres de l'anus ;

Le Pingouin qui a un intestin de 89 centimètres et deux petits cæcums de 15 et 20 millimètres à 10 centimètres de l'anus.

Le grand Guillemot, qui a un intestin de 91 centimètres et deux petits cæcums de 15 millimètres à 5 centimètres de l'anus ;

Mais le cas le plus singulier est, sans contredit, celui du Cormoran. Son intestin est démesurément long et atteint 5 mètres ; par contre, les deux cæcums qui l'accompagnent

ne dépassent pas 10 millimètres et ils sont si bien accolés à l'intestin qu'il n'est pas étonnant que la plupart ne les aient pas aperçus.

A côté de ce groupe comprenant des Oiseaux exclusivement marins et dont les cæcums sont fort réduits eu égard surtout à la longueur de leur tube digestif, on trouve un second groupe de Palmipèdes dont les cæcums sont bien développés et dont l'intestin est également très long. Ce sont les Palmipèdes terrestres ne fréquentant que les eaux douces.

On peut signaler :

Le Canard de Barbarie qui a un intestin de $1^{m},90$ et deux cæcums de 13 centimètres à 10 centimètres de l'anus ;

Le Canard sauvage qui a un intestin de $1^{m},47$ et deux cæcums de 12 centimètres à 11 centimètres de l'anus ;

L'Oie commune qui a un intestin de 2 mètres et deux cæcums de 18 centimètres à 20 centimètres de l'anus ;

Le Cygne qui a un intestin de $2^{m},40$ et deux cæcums de 25 centimètres à 15 centimètres de l'anus.

Quant aux formes, on peut également les ramener à deux types. Chez les Palmipèdes marins, les cæcums sont généralement cylindriques et presque toujours accolés à l'intestin. Chez les Palmipèdes terrestres, au contraire, les cæcums s'écartent de l'intestin. Légèrement rétrécis à leur portion proximale, ils augmentent progressivement de calibre et se terminent tantôt en massue comme on peut l'observer chez l'Oie et tantôt conservent un aspect cylindrique dans la région moyenne et distale, comme cela a lieu chez le Canard.

Mais entre les formes des Palmipèdes marins et des Palmipèdes terrestres, on trouve toute une série de stades intermédiaires dont le type le plus intéressant paraît réalisé par le Harle et surtout par le Pélican. Chez ce dernier, en effet, les cæcums sont courts comme chez tous les Palmipèdes marins ; mais ils ne sont plus accolés à l'intestin et présentent un aspect ovoïde qui les rapproche des cæcums des Palmipèdes terrestres.

COUREURS. — Les cæcums des Coureurs présentent un

double caractère morphologique qui les différencie nettement des cæcums des autres ordres : ils sont sacculés et ont une longueur considérable. Il n'y a d'exception que pour le Casoar. Qu'il s'agisse du Casoar austral ou du Casoar à casque, ou même du Casoar de la Nouvelle-Hollande, lequel, en réalité, n'est autre que l'Émeu, on observe toujours des cæcums unis extérieurement, à l'aspect cylindrique, avec un léger rétrécissement à la pointe d'insertion et arrondis à l'extrémité. Ils sont relativement courts et souvent inégaux, sauf, toutefois, chez le Casoar austral chez qui je leur ai trouvé une longueur commune de 15 centimètres. Au contraire, chez le Casoar à casque, ils ont respectivement 15 et 13 centimètres et chez le Casoar de la Nouvelle-Hollande, ils n'ont plus que 8 et 5 centimètres et demi.

Quant aux autres Coureurs, tels que l'Autruche, le Nandou, le Tinamou, l'Apteryx, ils ont tous des cæcums sacculés et souvent fort longs.

Les cæcums de l'Autruche ont été observés par de nombreux zoologistes, notamment par Perrault, Buffon, Carus et Meckel. Tous ont remarqué leur aspect sacculé et à ne les considérer que par leur surface externe, on dirait qu'ils sont formés par l'enroulement en hélice d'un long tube conique. A la base, les deux cæcums s'accolent entre eux et débouchent ainsi dans l'intestin. La dépression très nette qui limite extérieurement chaque boursouflure est représentée à l'intérieur par une valvule spirale largement développée, comparable à celle qu'on rencontre dans l'intestin des Sélaciens ou dans l'appendice cæcal de quelques Rongeurs. L'animal sur lequel j'ai fait porter mes observations avait un intestin de $10^{m},50$ et deux cæcums de 60 centimètres à $5^{m},90$ de l'anus.

Chez le Nandou, les cæcums sont également sacculés ; mais la disposition en hélice des boursouflures qu'on y remarque est moins nette que chez l'Autruche. Leur extrémité étant légèrement arrondie au lieu d'être en pointe, ils ont plutôt la forme d'un tronc de cône. Si on examine la surface interne

on remarque que la portion terminale est à peu près lisse; par contre, la portion moyenne et surtout la portion proximale sont occupées par de nombreuses valvules conniventes faisant fortement saillie vers l'intérieur (Pl. II, fig. 6). Au lieu du trajet spiralé qu'elles ont chez l'Autruche, ces valvules sont situées régulièrement sur deux rangées longitudinales à disposition alterne, simulant assez bien les barreaux de deux échelles placées face à face. La première rangée correspond à la ligne d'insertion des deux feuillets du mésentère; l'autre se trouve dans la région opposée. La distance qui sépare deux valvules consécutives peut être évaluée à 2 centimètres et la plus forte saillie qu'elles font vers l'intérieur du cæcum atteint 15 et même 20 millimètres.

La longueur des cæcums est vraiment remarquable. Dans les types que j'ai pu examiner j'en ai trouvé qui mesuraient $1^{m},05$, alors que l'intestin n'avait que $1^{m},70$.

En outre, les cæcums débouchent latéralement à l'origine du gros intestin, autre caractère qui différencie les cæcums du Nandou de ceux de l'Autruche.

Le Tinamou isabelle (*Rynchotus rufescens* Tem.), bien que de petite taille, a aussi des cæcums sacculés d'une longueur de 19 centimètres (1). C'est dans cette famille que se trouvent les cæcums les plus curieux certainement que je connaisse. Ils appartiennent au *Calodromas elegans*; mais n'ayant pu me procurer cet Oiseau assez rare, je me vois réduit à en donner la description d'après une note de Beddard [**5**] dans *Ibis* (2).

Les cæcums du *Calodromas elegans* ne sont pas de simples tubes, mais ressemblent à deux grappes de raisins dont les grains seraient représentés par une série de petits diverticules serrés les uns contre les autres et particulièrement

(1) S. A. S. Monseigneur le prince de Monaco et M. le professeur Oustalet ayant bien voulu mettre gracieusement à ma disposition quelques-uns de ces Oiseaux, j'ai pu ainsi observer leurs cæcums. Il m'est agréable de leur offrir tous mes remerciements.

(2) F. Beddard [**5**].

développés à l'origine des cæcums. Vers l'extrémité libre, les diverticules sont moins marqués et les appendices se terminent par une forme pointue et lissée (fig. 1).

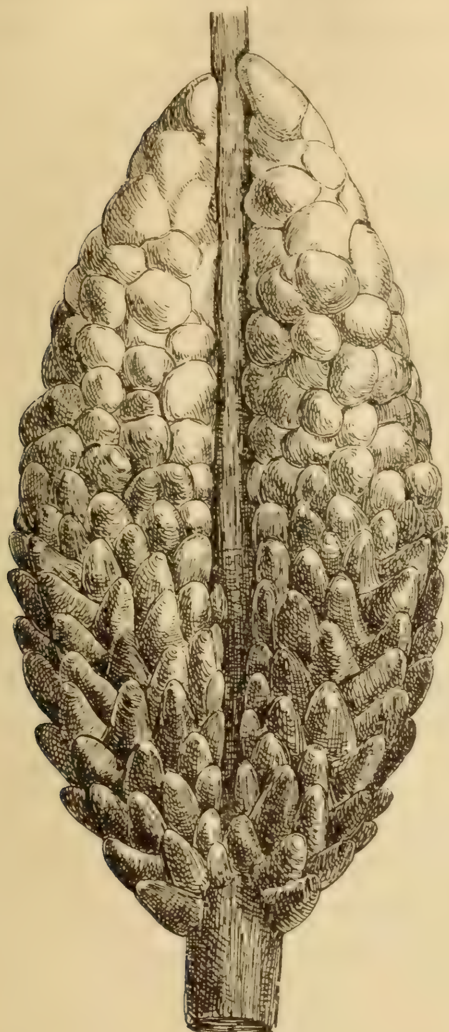


Fig. 1. — Aspect extérieur des cæcums du *Calodromas elegans*, d'après Beddard.

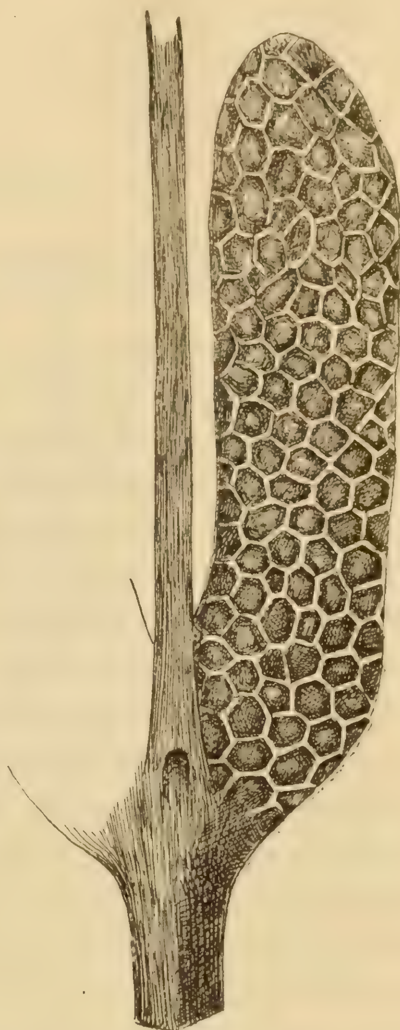


Fig. 2. — Aspect de leur surface interne.

L'intérieur ressemble assez au réticulum de l'estomac des Ruminants. On y remarque une disposition alvéolaire très nette et particulièrement visible à la portion inférieure (fig. 2).

Ce sont aussi des cæcums sacculés que présente l'Aptéryx. Seulement les boursouflures ne sont plus aussi nombreuses que celle des Oiseaux précédents. Dans le seul type que j'ai

pu examiner je n'en ai remarqué que trois : elles avaient une forme ovoïde très prononcée à la face externe et la dernière est plus volumineuse que les autres. L'intestin avait une longueur de 1^{m},28 et les cæcums, dont l'embouchure était située à 15 centimètres de l'anus, mesuraient exactement 17 centimètres.

CHAPITRE II

VASCULARISATION

§ 1er. — Considérations générales et technique.

Si l'importance physiologique d'un organe peut, jusqu'à un certain point, se déduire de la richesse du réseau artériel et veineux qui l'arrose, on serait certainement en droit d'affirmer que les cæcums sont loin d'avoir la même utilité chez tous les Oiseaux. Il est, en effet, facile de constater que quand ces organes ont acquis un grand développement, leur irrigation est vraiment remarquable. S'ils sont petits, au contraire, les vaisseaux sanguins y deviennent peu nombreux et la circulation y sera peu active.

Pour arriver à suivre dans tout leur parcours les vaisseaux sanguins qui se distribuent aux cæcums, j'ai eu recours au procédé classique de l'injection au suif. La confection des masses à injection est tellement connue et leur emploi est d'un usage si fréquent dans les laboratoires que je ne crois pas utile à cet égard d'entrer dans de nombreux détails. Je préfère renvoyer à la description faite par H. Neuville (1). Qu'il me suffise seulement de dire que je me suis servi de suif commercial additionné d'une matière colorante : vermillon naturel pour le système artériel et bleu d'outremer pour le système veineux. Mais pour pouvoir retirer des conclusions d'un ordre général il était nécessaire d'examiner

(1) H. Neuville, *Étude de la vascularisation intestinale chez les Cyclostomes et les Sélaciens*, p. 32-33, Thèse de Paris, 1901.

un certain nombre d'Oiseaux présentant des différences plus ou moins notables relativement à leurs cæcums. A cet effet, après avoir étudié la vascularisation chez un type à cæcums bien développés, j'ai fait porter mes observations sur un type à cæcums très réduits, sur un type à un seul cæcum et j'ai enfin recherché ce que devenaient les vaisseaux sanguins chez les Oiseaux dont les cæcums sont complètement atrophiés.

§ 2. — Étude d'un type à cæcums développés.

Pour étudier la vascularisation des cæcums chez un type qui présente ces organes bien développés, je me suis adressé au Casoar austral (*Casuarius australis* Wall). Chez cet Oiseau, la vascularisation est des plus remarquables et je ne crois pas qu'il y ait dans son intestin une portion plus riche en vaisseaux sanguins (Pl. II, fig. 1).

A la suite de l'injection du système artériel et veineux, j'ai pu constater que les nombreuses artérioles qui arrosent les cæcums sont toutes issues de l'artère mésentérique inférieure. Un gros tronc s'en détache à peu près au niveau de l'embouchure de ces organes et, après un court trajet, on le voit se diviser en deux rameaux : l'un se dirigeant brusquement en arrière pour arroser le gros intestin; l'autre destiné aux cæcums. Ce second rameau ne tarde pas à se bifurquer à son tour et les branches qui s'en détachent vont chacune se distribuer à un cæcum. Mais leur trajet est complètement différent : ainsi, tandis que la branche destinée au cæcum droit se dirige d'arrière en avant, émettant de nombreuses artérioles sur son parcours, l'autre, au contraire, se porte en entier jusqu'à l'extrémité du cæcum gauche : là, elle se recourbe en crosse et, formant une sorte de trajet récurrent, elle s'applique sur le cæcum gauche qu'elle arrose ainsi d'avant en arrière.

Le système veineux accompagne partout le système artériel. Seulement, alors que la circulation de retour se fait

d'avant en arrière dans le cæcum droit, elle a lieu d'arrière en avant dans le cæcum gauche. Puis les deux vaisseaux se réunissent en un seul qui vient se jeter dans la veine intestinale.

La disposition des vaisseaux sanguins chez le Casoar n'est pas exclusive à cet Oiseau. A la suite de nombreuses injections pratiquées chez différents types, j'ai pu me convaincre que la vascularisation des cæcums chez le Casoar reproduisait parfaitement, sauf toutefois quelques légères variations de détail, le mode d'irrigation de ces appendices chez les Oiseaux qui présentent des cæcums développés.

§ 3. — Étude d'un type à cæcums rudimentaires.

Pour cette étude je me suis adressé à un Rapace diurne et j'ai pu faire porter mes observations sur l'Aigle royal (*Aquila fulva* Lin.).

Comme dans le cas du Casoar, j'ai injecté avec précaution le système artériel et veineux ; mais j'ai bien vite acquis la conviction que chez l'Aigle royal, le réseau vasculaire était loin d'offrir la complication constatée dans le cas précédent. Les vaisseaux sanguins sont d'un calibre très faible ; aussi, n'est-ce qu'en s'entourant de beaucoup de soins qu'on peut obtenir des injections bien réussies. Je signalerai en particulier la pratique de laisser la pièce à injecter dans l'eau chaude à 30 ou 35° pendant un temps assez considérable, c'est-à-dire pendant au moins une demi-heure.

Il faut ensuite n'employer qu'une masse à injecter rendue très fluide par l'addition de térébenthine.

Malgré ces précautions, il faudra recourir à la loupe pour examiner en détail le trajet des vaisseaux.

C'est en m'entourant de toutes ces précautions que j'ai pu me rendre compte de la vascularisation des cæcums chez l'Aigle royal. Chacun de ces organes est arrosé par un double rameau issu de l'artère mésentérique inférieure. Voici d'abord le cæcum droit. Le rameau qui lui est plus

spécialement destiné quitte l'artère mésentérique inférieure au niveau de la base de l'organe et présente un trajet légèrement spiralé autour de celui-ci. Quelques millimètres plus bas, on aperçoit une autre petite artère dont le trajet est d'abord parallèle à la première mais qui ne tarde pas à se diviser en deux petites artérioles qui ne se distribuent qu'à la base du cæcum droit.

Le cæcum gauche est également arrosé par deux vaisseaux artériels qui quittent l'artère mésentérique inférieure au même niveau que les deux vaisseaux destinés au cæcum droit et dont la distribution est sensiblement la même que celle que j'ai décrite pour ce dernier.

Le système veineux est formé de vaisseaux très fins généralement accolés aux artérioles. Leur calibre si réduit et le faible développement de leur réseau permettent de conclure que l'absorption par les veines doit être peu active dans cette région. Les veinules qui ramènent le sang qui a arrosé les cæcums forment deux vaisseaux qui viennent se jeter dans la veine intestinale, l'un à 7 centimètres de l'anus, l'autre 1 centimètre plus haut.

La description que je viens de donner n'intéresse pas seulement l'Aigle royal : elle s'applique en outre à tous les Oiseaux chez lesquels les appendices cæcaux n'acquièrent qu'un faible développement.

§ 4. — **Étude d'un type à un seul cæcum.**

J'ai fait porter mes recherches sur le Héron pourpré (*Ardea purpurea* Lin.), dont l'intestin ne possède qu'un cæcum unique très peu développé. Il est arrosé par deux petits rameaux artériels issus l'un et l'autre de l'artère mésentérique inférieure. L'un de ces rameaux quitte l'artère mésentérique au niveau même de la base du cæcum : l'autre prend son origine un peu en arrière, à une distance de 2 millimètres. Mais c'est surtout le premier rameau qui est particulièrement destiné au cæcum. Après s'être détaché de

l'artère mésentérique, il suit pendant quelques millimètres une direction perpendiculaire à cette dernière, puis se divise en deux branches qui viennent arroser le côté droit de l'organe ainsi que sa portion terminale où, du reste, les ramifications sont peu nombreuses. Le second rameau ne tarde pas à se diviser en un fin réseau d'artérioles dont la majeure partie vient arroser l'intestin, mais dont quelques-unes se dirigent vers le cæcum et se distribuent surtout du côté gauche, c'est-à-dire dans la région le plus directement en contact avec l'intestin.

Comme on l'a observé dans le cas de l'Aigle royal, le réseau du système veineux est partout accolé au réseau artériel ; mais les veinules qui font suite aux artérioles ont un calibre si faible qu'on ne peut les apercevoir qu'avec le secours d'une forte loupe. Du côté droit, on remarque deux veinules destinées à recueillir le sang ; mais elles ne tardent pas à se réunir en un seul vaisseau qui vient déboucher dans la veine intestinale à la base même du cæcum. A gauche, au contraire, il n'y a pas de veine spéciale et tout le sang qui a baigné cette région est recueilli par des veinules qui se jettent séparément dans la veine que j'ai signalée dans la région située à droite.

J'ai pu faire porter mes observations sur plusieurs types de la famille des Hérons et j'ai pu constater que le cæcum était toujours aussi faiblement arrosé.

§ 5. — Étude d'un type dépourvu de cæcums.

Si on s'adresse à un Oiseau dépourvu de cæcums comme le Perroquet amazone (*Chrysotis æstiva* Lin.), et qu'on examine la limite assez peu marquée, d'ailleurs, entre l'intestin grêle et le gros intestin, on ne trouve plus le moindre vestige des vaisseaux qui, dans les types précédents, avaient assuré la vascularisation des appendices cæcaux. Ces organes, ayant disparu, les vaisseaux qui pouvaient leur être destinés primitivement ont subi une atrophie complète.

Ce fait que je signale chez le Perroquet, je l'ai également constaté chez les Pics, ainsi que chez tous les Oiseaux dépourvus de cæcums. Par conséquent, la vascularisation de la région intestinale correspondant à la place qui aurait dû être occupée par ces organes ne saurait rien nous révéler sur leur existence antérieure.

De l'ensemble des observations que je viens de présenter dans les paragraphes qui précèdent, on peut donc conclure que la richesse vasculaire des appendices cæcaux est en raison directe de leur développement.

CHAPITRE III

INNERVATION

§ 1er. — Considérations générales et technique.

La portion terminale de l'intestin des Oiseaux est innervée par un nerf particulier que Swan a le premier observé en 1835, mais dont l'étude n'a été esquissée qu'en 1847 par Remak : c'est le nerf intestinal.

On le retrouve figuré par Budge en 1852. En 1887-89, Marage en reprend l'étude et enfin Thébault [1] en 1895, après avoir résumé les travaux antérieurs et observé le rôle du pneumogastrique et du sympathique dans les fonctions de nutrition, essaie d'expliquer les rapports qui peuvent exister entre eux.

C'est ce nerf intestinal qui fournit les filets nerveux des cæcums.

Bien qu'il ne rentre pas dans mon plan de faire l'étude de l'innervation de l'intestin, je ne puis cependant me ranger à l'opinion de Thébault [1] qui n'a voulu voir dans le nerf intestinal que la continuation du pneumogastrique, allant ainsi contre les idées admises par la plupart des anatomistes qui ne croient pas que le pneumogastrique descende dans une région inférieure à l'estomac. Tel est l'avis de Cuvier

corroboré par celui de Cl. Bernard, de Chauveau et de Couvreur.

J'ai pu, au contraire, observer très nettement dans les différents types que j'ai étudiés que ce nerf intestinal qui fournira les filets nerveux des cæcums vient d'un plexus sympathique situé dans la région cloacale et qu'il est, en outre, renforcé par des nerfs qui tirent l'origine du plexus hypogastrique. Il faut convenir, cependant, qu'à la hauteur de l'estomac, des anastomoses existent entre le nerf intestinal et le pneumogastrique.

D'ailleurs, ces idées ne sont pas absolument nouvelles et Weber déjà en 1817 déclarait que les nerfs de l'intestin étaient fournis par les nerfs sympathiques.

Bien qu'il soit généralement facile d'apercevoir les gros troncs nerveux au milieu des organes, on éprouve toujours une certaine difficulté à suivre jusqu'au bout les diverses ramifications qui s'en détachent. Aussi, pour bien mettre en évidence l'ensemble des filets nerveux qui se distribuent aux cæums, j'ai eu recours à deux procédés qui, à des titres différents, permettent d'isoler les filaments nerveux de la masse des tissus au milieu desquels ils pénètrent.

Ces procédés sont : l'hydrotomie et le bain d'acide azotique au dixième.

Le procédé de l'hydrotomie déjà connu du temps de Lacauchie [2], bien qu'un peu abandonné aujourd'hui, peut rendre cependant encore de précieux services. Il n'exige, en outre, qu'une installation peu compliquée. On connaît la technique : elle consiste à introduire une canule adaptée à un tube de caoutchouc dans l'une des jugulaires de l'Oiseau et à fixer l'autre extrémité du tube au robinet d'un vase rempli d'eau que l'on a élevé à une hauteur de 2 ou 3 mètres. Le robinet étant ouvert, l'eau s'écoule ainsi sous pression et se répand dans le corps de l'animal par la voie des vaisseaux sanguins. Sous l'action de la pression, l'eau diffuse à travers l'endothélium des capillaires et se répand dans l'organisme. Alors les tissus se gonflent, se ramollis-

sent et, finalement, se désagrègent, ce qui en rend la dissection extrêmement facile.

Le seul reproche que je ferai à ce procédé, c'est que lorsque la dissection des tissus a été pratiquée et que le nerf a été mis à nu, on n'aperçoit plus aussi clairement les rapports qui peuvent exister entre les ramifications nerveuses et les organes.

Mais c'est là un inconvénient qui disparaît avec le bain d'acide azotique au dixième. Il permet de conserver en place les tissus et de voir très bien le mode de distribution des filets nerveux au moins à la portion superficielle des organes. Bien plus, quand il s'agit de suivre des ramifications nerveuses à travers des membranes transparentes comme le sont les feuillets du péritoine, ce procédé permet d'observer avec netteté les moindres détails de leur trajet. En outre, la technique à suivre est fort simple. On prend une terrine d'une contenance d'environ 5 litres : on la remplit aux trois quarts d'eau et on verse de l'acide azotique dans la proportion de 1 volume pour 10 volumes d'eau. C'est dans un bain ainsi préparé que j'ai laissé mariner les Oiseaux que je comptais examiner après leur avoir préalablement ouvert l'abdomen par une large incision sur la ligne médio-ventrale. L'effet de l'acide azotique se traduira sur les filets nerveux par une coloration en blanc qui tranchera nettement sur la couleur brunâtre des tissus voisins. L'une des critiques que l'on peut adresser à un tel procédé, c'est qu'au contact de l'acide azotique, les instruments de dissection sont bien vite hors d'usage ; mais cet inconvénient disparaît si, après le bain d'acide azotique, on prend la précaution de laver la pièce à l'eau courante pendant au moins un quart d'heure.

Grâce à l'emploi simultané de ces méthodes, j'ai obtenu des résultats satisfaisants et j'ai pu, comme dans l'étude de la vascularisation, faire porter mes recherches sur un ensemble de types qui me paraissent résumer les différents cas de l'innervation des cæcums.

§ 2. — Étude d'un type à cæcums développés.

Comme type d'Oiseau à cæcums développés j'ai choisi le Canard. Contrairement à l'opinion de Marage [1] qui déclare que chez les Palmipèdes le nerf intestinal est peu développé, j'ai pu l'observer très nettement chez le Canard et chez un certain nombre d'Oiseaux de cet ordre où il se présente sous l'aspect d'un gros cordon parallèle au rectum et toujours situé entre ce dernier et l'artère mésentérique inférieure. C'est de ce nerf que partent les branches qui viennent se distribuer aux cæcums. Elles quittent le nerf intestinal au niveau même de l'embouchure de ces organes, cheminent côte à côte pendant quelques millimètres et se séparent ensuite pour s'engager dans la région péritonéale qui sépare l'intestin des cæcums. Si on écarte ces derniers de la portion intestinale contre laquelle ils sont plus ou moins accolés, on voit très nettement les deux branches nerveuses suivre chacune un trajet en ligne droite à peu près à égale distance de l'intestin et des cæcums. Sur leur parcours est disposée une série de petits ganglions d'où partent à droite et à gauche des filets nerveux destinés à la fois à l'intestin et aux cæcums.

Ce mode d'innervation des appendices cæcaux du Canard se retrouve chez tous les types où ces organes sont développés et ne sont pas intimement soudés à l'intestin. Dans ce dernier cas, réalisé tout particulièrement par le Hocco, la disposition est un peu différente. On ne remarque plus les deux branches nerveuses du type précédent, qui divisaient en parties sensiblement égales l'angle formé par l'intestin et les cæcums, et les filets destinés aux appendices sont tous issus du nerf intestinal qui, après un trajet parallèle à la direction générale de l'intestin terminal, se recourbe en crosse au niveau de l'extrémité libre du cæcum. Chaque portion de ces organes reçoit de fins rameaux nerveux qui quittent toujours à angle droit le nerf intestinal.

§ 3. — Étude d'un type à cæcums rudimentaires.

Les Rapaces diurnes offrent toujours des cæcums extrêmement réduits ; aussi me suis-je adressé à un Oiseau de de cet ordre et j'ai étudié le cas de la Buse (*Buteo vulgaris* Bechst.).

Marage [1] avait déclaré que chez les Rapaces le nerf intestinal faisait défaut et que son action était suppléée par des filets nerveux venant du sympathique abdominal. Ses observations avaient également porté sur la Buse et il est juste de dire que les apparences semblaient lui donner raison. En effet, à l'ouverture de l'abdomen, on n'aperçoit pas la moindre trace de nerf intestinal. La raison en est que la région où il se trouve d'habitude est généralement envahie par la graisse ; mais en disséquant avec soin, on ne tarde pas à apercevoir un mince filet nerveux où se trouvent disposés de nombreux ganglions : c'est le nerf intestinal. Il est légèrement accolé à l'intestin, mais s'en sépare nettement un peu avant l'origine des cæcums et, à leur niveau, on aperçoit un certain nombre de petites ramifications nerveuses qui quittent le tronc principal et viennent se distribuer à ces organes.

La disposition que je viens de décrire chez la Buse s'applique à tous les Rapaces diurnes et, en général, à tous les types où les appendices cæcaux sont très réduits.

§ 4. — Étude d'un type à un seul cæcum.

C'est sur le Héron cendré (*Ardea cinerea* Lin.) que j'ai fait porter mes observations. Chez les Hérons, on le sait, le cæcum est unique et j'ai pu constater que les filets nerveux qui s'y distribuent sont peu nombreux. Comme dans les cas précédents, le nerf intestinal, placé entre l'artère mésentérique et l'intestin, est chargé de fournir les ramifications nerveuses qui doivent se rendre au cæcum. Au niveau de cet

organe, on remarque une légère courbure du nerf intestinal, à l'extrémité de laquelle sont deux ganglions d'où partent en éventail deux groupes de filets nerveux, peu nombreux, en réalité, et qui se distribuent, les uns à la base du cæcum, les autres dans sa portion moyenne et supérieure.

§ 5. — **Étude d'un type dépourvu de cæcums.**

Je me suis adressé pour cela aux Grimpeurs. La plupart, en effet, sont dépourvus de cæcums, et la limite entre l'intestin grêle et le gros intestin est parfois difficile à saisir. Toutefois, chez le Cacatoès rosalpin (*Cacatua roseicapilla* V.) on peut observer, à une distance de 5 centimètres de l'anus, comme un léger bourrelet qui marque, à n'en pas douter, l'origine du gros intestin. C'est là, évidemment, qu'il faudrait placer les cæcums. Comme dans les cas précédents, ce sont des filaments du nerf intestinal qui innervent cette région. Ce dernier, placé comme chez les Oiseaux que l'on vient d'étudier, présente au niveau du bourrelet de séparation, entre l'intestin grêle et le gros intestin, un ganglion assez volumineux d'où partent, en éventail, cinq ou six filets nerveux qui vont se distribuer dans cette région.

Ce mode d'innervation se retrouve chez tous les Oiseaux dépourvus de cæcums.

CHAPITRE IV

COMPARAISON ENTRE LES CÆCUMS DES OISEAUX ET LES CÆCUMS DES REPTILES ET DES MAMMIFÈRES

§ 1er. — **Les cæcums chez les Reptiles.**

Pour Oppel, les cæcums des Oiseaux sont un héritage des Reptiles. C'est chez ces derniers, en effet, que pour la première fois on voit apparaître nettement, dans la région initiale de l'intestin terminal, un diverticule asymétrique qui constitue un véritable cæcum.

Certes, chez les Poissons cartilagineux (*Acanthias vulgaris*, *Zygœna malleus*, *Raja clavata*, *Scyllium stellare*, *Galeus canis*, *Centrophorus granulosus*, etc.), on remarque, dans la région du rectum, un diverticule spécial qui a été décrit tantôt sous le nom de cæcum, tantôt sous le nom de glande rectale, tantôt sous le nom de glande digitiforme et tantôt sous le nom de glande superanale ; mais bien que Home [2] incline à penser que l'appendice glandulaire des Poissons cartilagineux et le cæcum de certains Oiseaux qui n'en possèdent qu'un seul soient le même organe, il me paraît difficile de pouvoir établir une analogie quelconque entre la glande rectale des Poissons cartilagineux et les cæcums des Oiseaux. D'ailleurs, les places occupées par ces organes sont complètement différentes et, quoiqu'il soit parfois difficile d'établir une limite bien nette entre l'intestin grêle et le gros intestin chez les Poissons, on peut facilement observer que chez eux, l'appendice glandulaire, quand il existe, est le plus souvent situé à la portion terminale du tube digestif, alors que les cæcums des Oiseaux sont placés à l'origine même du gros intestin et séparés du cloaque par une portion intestinale souvent considérable pouvant atteindre une longueur de 5^{m},90, comme j'ai eu l'occasion de le constater chez l'Autruche.

Chez un grand nombre de Batraciens, le gros intestin fait suite à l'intestin grêle sans que le moindre signe extérieur en indique la séparation. Toutefois, d'après Meckel, certains caractères permettraient d'établir, à partir de la Salamandre, une division en intestin grêle et gros intestin. Ce serait d'abord une différence de calibre, la portion terminale ayant toujours un diamètre plus grand. En outre, l'intestin grêle, bien que se continuant bout à bout avec le gros intestin s'enfonce le plus communément dans ce dernier d'une manière telle qu'il en résulte à gauche une proéminence arrondie et assez volumineuse. On y remarque, en outre, une valvule iléo-cæcale. Le Pipa fait exception ; car, chez lui, aucun signe extérieur ne sépare les deux portions de

l'intestin. Quant au Crapaud accoucheur, il forme une sorte de transition : son gros intestin débute par une proéminence arrondie très nette, mais on n'y observe pas de valvule iléo-cæcale, ou du moins elle est très peu développée.

C'est donc bien en réalité chez les Reptiles que, pour la première fois, on voit apparaître à l'origine du gros intestin ce diverticule particulier qui forme un véritable cæcum. Seulement, au lieu d'être double comme chez les Oiseaux, il est toujours simple et souvent même il n'est formé que d'un léger renflement asymétrique. Le cæcum des Reptiles n'a guère intéressé les zoologistes et, à part peut-être Home, Cuvier, Carus, Meckel et Oppel qui lui ont consacré quelques lignes, il n'y a guère de zoologistes qui se sont occupés de son étude et surtout de son rapprochement possible avec les cæcums des Oiseaux. Home constate d'abord que chez le Scinque et chez le Caméléon, il existe une division très marquée entre le petit et le gros intestin, celui-ci commençant par un renflement qu'il désigne sous le nom de cæcum. Il observe que chez l'Iguane, le cæcum est plus net et plus développé : il lui accorde même une longueur de trois quarts de pouce. Quant à la Tortue d'Allemagne, elle possède, d'après lui, un cæcum médian très court, situé sur la ligne médiane du corps et semblable à celui du Scinque et de l'Iguane.

Cuvier a également remarqué que chez les Reptiles, l'intestin grêle et le gros intestin sont séparés et qu'à leur limite on trouve presque toujours une valvule circulaire plus ou moins saillante dans le gros intestin. Après cette observation générale, il passe en revue les divers ordres et s'attache à signaler un certain nombre de types qui ont ou non un cæcum. Il n'en a pas vu chez les Ophidiens dont le tube intestinal conserve à peu près partout le même diamètre, sauf qu'on remarque généralement une légère dilatation pour le gros intestin.

Quant aux Sauriens, il a observé qu'un certain nombre présentait un petit cæcum et, si les Crocodiliens n'en ont pas,

on en trouve, en revanche, chez quelques Chéloniens, bien que plusieurs en paraissent dépourvus.

Carus n'a jamais remarqué la moindre trace de cæcum chez les Batraciens. Il déclare, par contre, qu'un certain nombre de Reptiles en possède et, sans s'occuper de passer en revue les différents ordres, il signale, cependant, quelques types chez lesquels il a pu observer un appendice cæcal. C'est ainsi qu'il en a rencontré chez *Seps tridactylus*, chez *Gecko ægyptiacus*, chez les Stellions, les Lézards et quelques Chéloniens.

Meckel paraît avoir insisté davantage sur les cæcums des Reptiles. Pour lui, il n'existe pas de cæcum chez la plupart des Ophidiens. Il en signale cependant quelques-uns qui en possèdent, tels que *Vipera lemniscata*, *Coluber aurora*, *Typhlops crocotatus*, ainsi que le genre *Amphisbœna* qu'il place parmi les Ophidiens, bien qu'on le range plutôt dans l'ordre des Sauriens.

Quant aux Chéloniens, il a observé que la plupart et tout particulièrement les genres Emys et Chelone, ne possédaient aucun signe extérieur de séparation entre les deux portions de l'intestin. Dans le genre *Testudo*, au contraire, il y a un cæcum court, ample, cylindroïde et se continuant sans interruption avec la cavité du gros intestin.

La pluralité des Sauriens possède aussi, d'après Meckel, un appendice cæcal. C'est ainsi qu'il a constaté sa présence chez *Lacerta agilis*, *Lacerta ocellata*, *Stellio brevicaudatus*, *Seps tridactylus*, le Caméléon vulgaire, le Scinque officinal, etc.

Chez les Crocodiliens, au contraire, le cæcum fait défaut ; mais il y a toujours une valvule de séparation entre l'instestin grêle et le gros intestin.

Les lignes que Siebold et Stannius consacrent à la question des cæcums chez les Reptiles, n'ajoutent rien à la somme des connaissances déjà acquises et, à lire leurs observations, on acquiert bien vite la conviction qu'elles sont inspirées du travail de Meckel.

J'ai fait, quant à moi, porter mes recherches sur un certain nombre de types de chaque ordre et j'ai pu me convaincre que si les Reptiles ne possèdent jamais un double cæcum comme la plupart des Oiseaux, on peut cependant remarquer que dans la majeure partie des cas, on trouve un cæcum comparable à celui qu'on observe chez certains Échassiers comme les Hérons.

Ainsi, chez les Ophidiens, je signalerai tout particulièrement le Python (*Python molurus* Lin.) comme possédant un cæcum très développé à l'origine du gros intestin. Le type que j'ai eu l'occasion d'étudier mesurait $2^{m},36$ et son tube intestinal avait une longueur de 2 mètres de la bouche au cloaque. A 45 centimètres de l'anus, c'est-à-dire à l'origine du gros intestin, on peut observer un cæcum cylindrique de $0^{m},03$ de longueur, intimement accolé à l'intestin grêle et si bien recouvert par les feuillets mésentériques, qu'il est aisé de comprendre comment il a pu échapper à l'observation. C'est bien là, en effet, un cæcum d'Oiseau, et mon opinion s'est trouvée corroborée par l'étude histologique des coupes que j'y ai pratiquées.

Comme Meckel l'avait constaté, un appendice cæcal existe chez presque tous les Sauriens et, bien que Cuvier ait déclaré qu'il n'y avait pas d'indication de cæcum chez les Lézards et chez plusieurs Lacertiens, j'ai toujours constaté sa présence chez les différents types que jai étudiés. Je citerai notamment le Lézard vert (*Lacerta viridis* Lin.) et le Varan (*Varanus arenarius* Dum.).

Chez le Lézard vert, on remarque d'abord une valvule iléo-cæcale très nette à l'endroit où l'intestin grêle débouche dans le gros intestin. Celui-ci présente à son origine un cæcum de 2 millimètres rappelant par sa forme les appendices cæcaux des Rapaces diurnes. Du côté opposé, on aperçoit une légère boursouflure donnant comme l'illusion d'un second cæcum qui aurait avorté au cours de son développement. Les coupes histologiques que j'ai pratiquées dans le cæcum du Lézard vert me permettent de le rappro-

cher de celui des Oiseaux ; sa structure, en effet, est la même.

J'ai examiné également un Varan jeune et un Varan adulte. Chez le Varan jeune, l'aspect du cæcum rappelle celui du Lézard vert. Chez l'adulte, le gros intestin débute par un cæcum bilobé à grande courbure externe et présentant à gauche une dilatation plus considérable qu'à droite.

Quant aux Iguaniens dont certains, d'après Cuvier, manquent totalement de cæcum ou bien n'en ont qu'un rudimentaire et peu développé, j'ai pu vérifier qu'au moins chez un Iguane du Brésil (*Iguana tuberculata* Laur.) le gros intestin, après avoir reçu littéralement l'intestin grêle dont une valvule très nette le sépare, présente à son origine un cæcum assez volumineux atteignant une longueur de 17 millimètres.

Les observations de Meckel à l'égard des Chéloniens m'ont paru d'une rigoureuse exactitude. La plupart, en effet, sont dépourvus de cæcums, mais quelques types et peut-être même le genre *Testudo* en entier en possèdent un très net à l'origine du gros intestin. Ce cæcum est court, ample, cylindroïde et se continue sans interruption avec la cavité du gros intestin. On y remarque une valvule iléo-cæcale épaisse et circulaire.

Chez les Crocodiliens, malgré les recherches auxquelles je me suis livré à cet égard, je n'ai jamais trouvé de cæcum et la limite entre l'intestin grêle et le gros intestin ne peut s'observer facilement qu'à la surface interne où la séparation est marquée par une valvule très nette offrant tous les caractères de la valvule iléo-cæcale, entourée extérieurement d'un anneau musculaire puissant, faisant office de sphincter.

Mais le cas le plus intéressant est fourni par l'Hattérie (*Hatteria punctata* Gray.) dont j'ai pu étudier le tube intestinal grâce à l'obligeance de M. le professeur Vaillant. Chez l'Hattérie, le gros intestin a une longueur de 6 centimètres et un diamètre de 15 millimètres, alors que le diamètre de l'intestin

grêle ne dépasse pas 5 millimètres. A l'origine, on aperçoit un cæcum bilobé, dont le lobe droit est toutefois plus accentué que le lobe gauche. En réalité, ces lobes représentent deux petits diverticules formant comme l'ébauche de deux petits cæcums.

Tout d'abord, il pourra paraître singulier qu'un Reptile considéré comme très inférieur présente deux diverticules comparables aux appendices cæcaux des Oiseaux, alors que les Reptiles supérieurs comme les Crocodiliens n'en présentent pas la moindre trace. Mais il semble qu'un pareil fait doive facilement s'interpréter si on veut bien se rappeler que les Rhynchocéphales sont des Reptiles très anciens représentés déjà au Trias par le genre *Rhynchosaurus* et chez lesquels on trouve encore un ensemble de caractères primitifs, indiquant clairement que chez eux l'évolution a été très lente.

Nous pouvons donc conclure que si les cæcums se présentent chez les Oiseaux avec leur maximun de complexité, cet organe a pu déjà exister chez les Reptiles et, chez eux, son développement paraît d'autant plus considérable qu'ils se rapprochent davantage du type primitif.

§ 2. — Les cæcums chez les Mammifères.

En ne se plaçant qu'au seul point de vue du cæcum, on a vu plus haut que les Oiseaux pouvaient se distribuer en trois groupes :

Ceux qui sont dépourvus de cæcums, comme la majorité des Grimpeurs ;

Ceux qui n'en possèdent qu'un seul, comme les Hérons ;

Ceux enfin qui en ont deux, comme les Rapaces, les Gallinacés, les Coureurs, etc.

A ne considérer que le cæcum, cette triple division convient également aux Mammifères, bien que chez eux le nombre de ceux qui ne possèdent qu'un seul cæcum soit de beaucoup le plus considérable.

Parmi les zoologistes qui se sont occupés des cæcums des Mammifères, on retrouve les noms de Home, de Carus, de Meckel, de Siebold, de Gegenbaur, de Wiedersheim. Mais la plupart les ont étudiés isolément et ne se sont nullement posé la question des rapprochements qu'il y aurait lieu de faire avec la classe des Oiseaux.

Home se contente de déclarer qu'il n'y a qu'un seul Mammifère qui possède deux cæcums comme les Oiseaux : c'est le *Myrmecophaga didactyla* Lin.

Carus pousse plus loin ses observations et au cas du *Myrmecophaga didactyla* cité par Home, il ajoute celui du Daman (*Hyrax capensis* Schreb.).

Quant à Meckel, il fait une revue rapide d'un certain nombre de types des principaux ordres qui composent la classe des Mammifères en indiquant s'ils ont ou non un cæcum.

Siebold et Stannius déclarent qu'un certain nombre d'Édentés possèdent deux cæcums comme les Oiseaux et ils citent les cas de *Myrmecophaga didactyla* et *Dasypus sexcinctus*. A propos de *Dasypus sexcinctus*, leur observation doit certainement manquer d'exactitude; car j'ai pu moi-même constater sur un animal, très jeune il est vrai, que le gros intestin ne présentait à son origine qu'une poche ovoïde dans laquelle débouchait latéralement l'intestin grêle.

Pour Gegenbaur qui a été si sobre de détails à propos des cæcums des Oiseaux et chez qui nous trouvons une réserve à peu près égale en ce qui concerne le cæcum des Mammifères, cet organe est la portion la plus variable de l'intestin et son développement paraît étroitement lié à l'alimentation. Il est court et peut manquer totalement chez les Carnivores, tandis que son volume est considérable chez les Herbivores.

C'est cette même idée que l'on trouve exprimée par Wiedersheim. D'après lui, le cæcum des Mammifères présenterait suivant le régime alimentaire les modifications les

plus variées de forme et de grosseur. Ainsi, il est très petit et peut même faire défaut chez les Carnivores, les Insectivores et les Chéiroptères, alors que chez les Herbivores, sa longueur dépasse parfois celle du corps. Il a même observé un certain rapport compensateur entre le cæcum et le reste de l'intestin terminal.

J'aurais pu encore citer et analyser de nombreux mémoires ayant trait à l'étude des cæcums chez les Mammifères; mais l'intérêt eut été médiocre, car aucun des zoologistes dont j'aurais invoqué le nom n'a essayé de fixer les rapports que l'on peut établir entre les cæcums des Oiseaux et ceux des Mammifères.

Rappelons d'abord cette première constatation, faite déjà plus haut, que chez les Mammifères, comme chez les Oiseaux, on peut observer des types qui n'ont pas de cæcum, des types qui n'en possèdent qu'un et enfin des types qui en ont deux.

Parmi les Mammifères qui n'ont pas de cæcum et qui, à ce point de vue, rappellent les Pics et, en général, l'ordre des Grimpeurs, je citerai tout d'abord les Chéiroptères que l'aspect extérieur et les habitudes rapprochent quelque peu des Oiseaux. Il y a, en effet, absence complète des cæcums dans la Chauve-Souris et les Roussettes. Meckel, cependant, signale une exception. Induit en erreur par une certaine ressemblance extérieure, il range les Galéopithèques parmi les Chéiroptères et il déclare que dans l'ordre des Chéiroptères, les Galéopithèques seuls possèdent un cæcum volumineux. En réalité, les Galéopithèques font partie de l'ordre plus élevé des Prosimiens et dans cet ordre la présence d'un cæcum développé est constante.

Plusieurs autres ordres, parmi les Mammifères, nous offrent un certain nombre de types dépourvus de cæcums : ce sont les Édentés, les Carnivores, les Insectivores et les Cétacés.

L'ordre des Édentés qui nous offrira cependant l'un des rares types pourvus de deux cæcums renferme un certain

nombre de genres où le cæcum fait totalement défaut. Je n'en ai pas trouvé chez le Pangolin (*Manis macrura* Erxl.), et, chez lui, le gros instestin fait suite à l'intestin grêle, sans autre indication de limite qu'une certaine différence de calibre : je n'ai même pas remarqué de valvule de séparation. Je n'en ai pas trouvé non plus chez l'Aï (*Bradypus tridactylus* Cuv.). Chez les Carnivores plantigrades, on ne trouve jamais de cæcum et, d'après Cuvier, les Martres seules en possèdent parmi les Carnivores digitigrades.

Quant à l'ordre des Insectivores, il offre une admirable homogénéité. Je n'ai jamais trouvé de cæcum chez eux et leur canal intestinal se rapproche beaucoup de celui des Chéiroptères.

Parmi les Cétacés, Cuvier déclare que le cæcum fait défaut chez le Marsouin, le Dauphin et le Narval. Il croit même pouvoir affirmer que la Baleine en manque également.

Mais le cas le plus habituel chez les Mammifères est la présence d'un cæcum qui, chez certains types, rappelle le cæcum unique qu'on trouve chez certains Oiseaux tels que les Hérons. Chez les Mammifères, en effet, on peut considérer une double disposition au point de vue du mode dont l'intestin grêle débouche dans le gros intestin.

Généralement l'intestin grêle debouche latéralement dans le gros instestin dont l'origine présente un cæcum plus ou moins développé et la valvule de Bauhin que l'on trouve à la portion terminale de l'intestin grêle, marque nettement la limite qui sépare le cæcum de la région qui lui fait suite, c'est-à-dire du côlon. Ce cæcum, bien que présentant habituellement le même diamètre sur toute sa longueur, se rétrécit parfois à sa portion terminale pour former l'appendice cæcal que l'on remarque chez l'Homme et chez les Singes anthropomorphes et aussi, d'après Cuvier, dans le genre *Phascolomys* de l'ordre des Marsupiaux.

Cette disposition qui est celle de la majeure partie des Mammifères ne rappelle que de loin la façon dont l'in-

testin grêle des Oiseaux débouche dans le gros intestin. Généralement ces deux portions intestinales se font suite bout à bout : toutefois, chez le Savacou (*Cancroma cochlearia* Lin.) l'intestin grêle débouche latéralement dans le gros intestin et celui-ci se prolonge en un cæcum qui se rétrécit à sa portion terminale et forme une sorte d'appendice.

Une seconde disposition beaucoup plus voisine de celle des Oiseaux est réalisée par les Monotrèmes. Parmi les caractères qui les rapprochent des Oiseaux, il en est un qui jusqu'ici n'a pas été signalé et que l'étude de leur tube intestinal m'a permis de mettre en évidence : c'est le cæcum dont la forme, la direction et la place ont attiré mon attention aussi bien chez l'Ornithorhynque que chez l'Echidné.

Chez l'Ornithorhynque (*Ornithorhynchus paradoxus* Blum.) l'intestin grêle et le gros intestin se font suite bout à bout et sauf un léger étranglement, la ligne de séparation entre ces deux portions du canal alimentaire serait peu nette, si, pour indiquer l'origine du gros intestin, nous n'avions pas un cæcum étroit et cylindrique, d'une longueur de 3 centimètres, situé à 28 centimètres de l'anus. Ce cæcum est accolé sur toute sa longueur à la portion terminale de l'intestin grêle et son embouchure dans le gros intestin à peu près dépourvue de valvule, occupe la région latérale : aussi, ne peut-on admettre, comme dans les cas précédents, que le côlon soit une simple continuation en ligne droite du cæcum.

Chez l'Echidné (*Echidna hystrix* Blum.) une dépression circulaire extérieure plus nette sépare l'intestin grêle du gros intestin. Quant au cæcum, il présente tous les caractères de celui de l'Ornithorhynque sauf toutefois la longueur qui, chez l'Echidné, n'atteint que 5 millimètres.

Cette disposition du cæcum chez les Monotrèmes est la même que celle qu'on remarque chez les Hérons dont l'appendice cæcal est accolé latéralement à l'intestin grêle qui se continue bout à bout avec le gros intestin.

Enfin certains Mammifères possèdent deux appendices cæcaux comparables à ceux qu'on observe chez la plupart des Oiseaux. J'en signalerai trois : le Fourmilier didactyle (*Myrmecophaga didactyla* Lin.), le Daman (*Hyrax capensis* Schreb.) et le Lamantin (*Manatus australis* Tils.).

La présence du double cæcum chez le Fourmilier didactyle a été signalée par un certain nombre de zoologistes, par Home, Cuvier, Carus, Meckel, Siebold, etc., et la plupart ont remarqué la séparation très nette qui existe chez cet animal entre l'intestin grêle et le gros intestin. Celui-ci présente à son origine deux petits appendices latéraux creux à l'intérieur et où l'on peut distinguer une portion distale qui a une forme ellipsoïdale et une portion proximale représentée par un pédicule étroit qui sert d'insertion.

Chez les Oiseaux cette disposition se trouve réalisée par bon nombre de petits Passereaux et aussi par un Palmipède Lamellirostre, le Harle (*Mergus merganser* Lin.) dont les cæcums toutefois présentent une dimension un peu plus considérable.

Le Daman possède trois cæcums, comme cela se voit d'ailleurs chez certains Oiseaux. Le fait a été observé par Martin, Cuvier, Carus et Meckel. Dans son travail d'ensemble sur le Daman, George n'a pas manqué de signaler la présence des trois cæcums ; mais les renseignements qu'il nous donne à leur sujet ajoutent fort peu de chose aux observations de Cuvier et de Meckel. Chez le Daman, le gros intestin débute par un cæcum assez volumineux, gros, court et renflé en forme de sac. C'est là que débouche l'iléon, par une ouverture étroite et où l'on remarque une valvule iléo-cæcale. Au cæcum fait suite une poche de 2 centimètres environ qui représente le commencement du côlon. Après cette poche, le côlon se rétrécit subitement, puis se renfle de nouveau. C'est à l'extrémité antérieure de ce renflement que se trouvent deux appendices coniques longs d'environ 6 centimètres et présentant une ouverture de 2 millimètres. D'après Meckel, leur surface interne est dépourvue de

villosités et il croit pouvoir retirer de ce fait qu'il n'y a pas d'assimilation possible avec les cæcums des Oiseaux qui ont tous des villosités au moins à leur portion proximale, L'observation de Meckel ne peut éloigner l'idée d'un rapprochement avec les cæcums des Oiseaux; car dans certains types où les cæcums peu développés tendent à devenir une glande lymphoïde, les villosités disparaissent ou du moins sont fort peu nombreuses, même à l'origine des cæcums. L'absence de valvules ne doit pas davantage supprimer tout rapport avec les appendices des Oiseaux ; car, comme on l'a vu plus haut, il y a un certain nombre d'Oiseaux chez lesquels il n'existe pas de valvule entre les cæcums et l'intestin.

Le cas du Lamantin est peut-être plus curieux et aussi moins connu. En effet, à part Cuvier, Meckel et quelques auteurs qui se sont visiblement inspirés de leurs travaux, les zoologistes ne paraissent pas s'être occupés du cæcum du Lamantin. Il est court, assez gros et divisé à son extrémité en deux branches, ayant chacune une forme conique. C'est plutôt un double cæcum comme celui du Daman : seulement au lieu de déboucher séparément dans l'intestin, les deux cæcums se réunissent en un tronc unique qui aboutit seul dans la cavité du côlon. Mais ce fait se rencontre également chez les Oiseaux et pour ne citer qu'un exemple, ne voit-on pas les cæcums de l'Autruche déboucher tout d'abord dans une poche unique qui seule communique avec l'intestin.

En résumé, le cæcum que possèdent la plupart des Mammifères et ceux des Oiseaux paraissent avoir une origine commune et si des différences notables existent entre le cæcum des Mammifères supérieurs et celui du Héron, par exemple, il est facile d'établir toute une série de transitions lentes, grâce au cæcum des Marsupiaux et des Monotrèmes. En outre, quelques Oiseaux comme le Savacou parmi les Oiseaux à un seul cæcum et le Marabout parmi les types à cæcum double, présentent à leur extrémité un rudiment

d'appendice cæcal comparable à l'appendice vermiculaire de l'Homme et des Singes anthropomorphes.

CHAPITRE V

LE TROISIÈME CÆCUM

Outre le double cæcum que l'on vient d'étudier, on trouve encore dans le tube intestinal d'un certain nombre d'Oiseaux adultes, un troisième appendice qui n'a guère été aperçu que par quelques zoologistes, mais que Meckel a cependant observé et qui, pour cette raison, porte souvent le nom de cæcum de Meckel.

Je dois toutefois déclarer que ce n'est pas à Meckel que revient l'honneur d'avoir signalé le premier cet appendice et déjà, bien avant lui, Macartney avait remarqué que dans le petit intestin des Oiseaux se trouvait un appendice qui n'était autre que le restant du canal vitellin. Après avoir constaté que ses dimensions, sa forme et sa structure n'avaient pas encore été déterminées, Macartney énumère un certain nombre d'Oiseaux chez lesquels cet appendice existe et il croit pouvoir conclure qu'il remplit l'office d'une glande muqueuse, exemple curieux de l'économie de la nature qui adapte un organisme fœtal à l'exercice d'une fonction particulière chez l'Oiseau adulte.

Cuvier a également observé le troisième cæcum ; mais, pour lui, cet appendice lui paraît remplacer le cæcum des Mammifères et il place à son point d'insertion la limite entre l'intestin grêle et le gros intestin.

D'après Meckel, on trouve chez tous les Oiseaux, dès la première période de la vie, un appendice aveugle qui se détache de la portion moyenne de l'intestin grêle et qui, selon toute probabilité, est un reste du conduit vitellin. Mais si Meckel n'a rien ajouté de nouveau aux observations de Macartney, il faut cependant lui savoir gré d'avoir mentionné un certain nombre d'Oiseaux chez lesquels cet

appendice persiste durant toute l'existence et, parmi ces derniers, il signale tout spécialement les Oiseaux d'eau.

En réalité, tous les Oiseaux à l'état jeune ont un troisième cæcum, mais dans la majeure partie des cas il disparaît chez l'adulte et un petit nombre seulement le conservent durant toute la vie. Je me suis demandé tout d'abord comment se formait cet appendice, me réservant d'examiner dans la deuxième partie, les détails de sa structure histologique et son mode de disparition chez les types où on ne les rencontre plus à l'âge adulte.

Comme l'avait déclaré Macartney et comme Meckel l'avait également supposé, le troisième cæcum est bien le restant du canal vitellin qui, pendant les premiers stades de développement, met la vésicule du jaune en communication avec l'intestin. J'ai même pu suivre sur différents types et tout particulièrement sur le Poulet les diverses phases parcourues par le canal vitellin jusqu'au moment où son extrémité s'oblitère pour former définitivement le cæcum.

Si on examine l'embryon du Poulet au cinquième jour, on voit qu'à moitié trajet environ entre l'estomac et les deux petites papilles cæcales, une communication est établie entre la vésicule du jaune et l'intestin. C'est là, l'ébauche du canal vitellin. A ce moment il n'y a pas encore de canal proprement dit et tout ce que j'ai pu observer, c'est qu'un léger pédicule, creux à l'intérieur, sépare la vésicule du jaune de l'orifice qui la fait communiquer avec l'intestin grêle.

Les jours suivants, la disposition que je viens d'indiquer ne change guère et ce n'est qu'à partir du quinzième jour que le pédicule s'allonge et devient un véritable canal. Le vingtième jour, le canal vitellin a déjà une longueur de 3 millimètres, qui est celle qu'il gardera pendant environ une dizaine de jours. L'intestin a alors une longueur de 21 centimètres et l'endroit où débouche le canal vitellin est situé à 9 centimètres de l'extrémité du tube digestif. Pendant les jours qui vont suivre, l'intestin s'accroîtra dans

les limites variant de 8 à 10 centimètres chaque vingt-quatre heures; mais le rapport entre l'allongement intestinal et la distance du canal vitellin à l'anus restera constant.

A partir du trentième jour, le contenu de la vésicule du jaune commence à s'épuiser et, sept jours plus tard, la vésicule n'a plus qu'un volume très réduit, comparable au volume d'une tête d'épingle. Le canal vitellin présente alors une longueur de 5 millimètres et il est facile de prévoir que ce qui reste du jaune ne tardant pas à être résorbé, la portion terminale du canal se fermera et l'organe deviendra désormais un véritable cæcum. Tels sont, en effet, les différents stades parcourus du trente-septième au quarante-cinquième jour à partir duquel le troisième cæcum est définitivement organisé chez le Poulet.

Je dois toutefois signaler quelques variations résultant surtout du régime alimentaire auquel on a soumis les animaux en expérience. Les faits que je viens de signaler se rapportent à des Poulets copieusement nourris avec une pâtée composée de pain et de farine de maïs; mais si on fait jeûner les Poulets et qu'on ne leur distribue qu'une nourriture parcimonieuse, la vésicule du jaune faisant l'office de réserve alimentaire, suppléera à l'insuffisance de l'alimentation et s'épuisera plus tôt. Dans ces conditions, on peut assister à la formation du troisième cæcum dès le trente-cinquième jour et même dès le trente-deuxième.

En comparant à différents jours d'intervalle, chez un Poulet nourri à la pâtée, la longeur de l'intestin et la distance du troisième cæcum à l'anus, j'ai pu dresser le tableau suivant :

JOURS.	LONGUEUR DE L'INTESTIN.	DISTANCE DU 3e CÆCUM A L'ANUS.
20e	21 centimètres.	9cm,2
24e	33 —	13 centimètres.
25e	47 —	14 —
26e	55 —	19 —
28e	55 —	19 —
30e	64 —	26 —
31e	64 —	26 —
37e	77 —	31 —

A lire les chiffres précédents, on voit qu'à mesure que l'intestin s'allonge, la distance du troisième cæcum à l'anus augmente également et si de la longueur totale de l'intestin on retirait les dimensions du gros intestin qui varient de 3 à 10 centimètres environ, on peut retirer cette conclusion que le troisième cæcum débouche dans l'intestin grêle à un niveau sensiblement placé à la moitié de son trajet.

Les constatations que je viens de faire s'appliquent à tous les Oiseaux jeunes, quel que soit l'ordre auquel ils appartiennent ; mais, dans la plupart des cas, cet appendice surnuméraire ne tarde pas à disparaître et ce n'est guère que chez un petit nombre d'Oiseaux qu'on le voit subsister durant toute la vie. Parmi ces derniers, Meckel avait signalé les Oiseaux d'eau que nous désignons plutôt aujourd'hui sous le nom de Palmipèdes. Son observation bien qu'exacte pour cet ordre est malheureusement incomplète, car les Palmipèdes ne sont pas les seuls Oiseaux chez lesquels le troisième cæcum subsiste. On peut ajouter un autre ordre : celui des Échassiers. Chez les Échassiers, en effet, de même que chez les Palmipèdes, on observe à l'âge adulte un cæcum surnuméraire, généralement court, de forme à peu près conique et dont le Canard offre un excellent exemple (Pl. IV, fig. 2). Comme on l'a vu chez le Poulet jeune, il débouche dans l'intestin grêle, environ au milieu de son trajet. Voici, du reste, quelques-unes des constatations faites sur un certain nombre de types où j'ai pu mesurer à

la fois la longueur de l'intestin et la distance du troisième cæcum à l'anus.

	Longueur de l'intestin.	Distance du 3e cæcum à l'anus.
Oie	2m,50	1m,09
Canard sauvage	1m,47	0m,60
Double Macreuse	1m,35	0m,75
Courlis	0m,64	0m,30
Râle	0m,65	0m,30
Cigogne noire	3m,10	1m,40

Or, si de la distance qui sépare le troisième cæcum de l'anus on défalque la longueur du gros intestin, on trouve toujours que cet appendice débouche sensiblement à moitié trajet de l'intestin grêle.

En dehors des Palmipèdes et des Échassiers, je n'ai jamais rencontré d'Oiseau adulte possédant un troisième cæcum. C'est, qu'en effet, il disparaît au bout d'un certain temps après sa formation. Chez un Poulet de cent-quarante-neuf jours, dont l'intestin mesurait 1m,66, il n'était plus représenté que par un mince filament de 4 millimètres, débouchant à 63 centimètres de l'anus.

Macartney déclare que son volume est parfois considérable ; quant à moi, je ne lui ai jamais trouvé une longueur supérieure à 2 centimètres et son diamètre à la base ne dépasse guère 3 à 4 millimètres.

Son mode de disparition chez les Oiseaux qui ne le possèdent plus à l'âge adulte a retenu quelques temps mon attention ; mais comme c'est à l'histologie que j'ai recours pour trouver l'explication du procédé mis en œuvre, j'ai cru devoir renvoyer à la deuxième partie de mon travail les observations que j'ai à présenter à cet égard.

DEUXIÈME PARTIE

HISTOLOGIE ET PHYSIOLOGIE

Dans cette deuxième partie, j'aborderai un ensemble de questions dont la solution intéresse à la fois l'Histologie et la Physiologie des cæcums.

CHAPITRE PREMIER

HISTOLOGIE

§ 1er. — Considérations générales sur l'histologie des cæcums.

L'anatomie macroscopique a pu nous faire connaître la forme des cæcums et leurs rapports avec les organes voisins : elle a pu nous permettre d'étudier leur circulation, leur innervation et nous montrer que si chez certains Oiseaux, comme les Coureurs, la muqueuse présente des plissements nombreux et de nombreuses valvules, chez d'autres, au contraire, à cæcums très réduits, comme les Rapaces diurnes, la surface intestinale est à peu près lisse.

De pareilles observations présentent un certain intérêt et dès maintenant il ne paraît pas trop prématuré de conclure que le rôle de ces organes semble être en raison directe de leur développement. Il est certain, en effet, que le Nandou qui a des cæcums démesurément longs et dont la surface interne est encore accrue par le développement considérable des replis et des valvules, doit retirer de ces organes un tout

autre bénéfice que le Pigeon chez qui ils sont à peine visibles et qui ne reçoivent jamais de matières alimentaires à leur intérieur.

Toutefois l'anatomie macroscopique ne nous a rien révélé sur les détails de leur structure intime et si nous voulons être renseignés à cet égard, il faudra recourir à la technique histologique. L'histologie, en effet, nous mettra à même d'observer en détail les divers éléments qui entrent dans la structure des appendices cæcaux et c'est grâce à ses procédés, qu'il sera possible de trouver une solution aux questions d'anatomie microscopique que l'on peut, à mon avis, ramener à six principales :

1° L'examen histologique des différentes portions des cæcums ;

2° Les villosités ;

3° Les glandes ;

4° Le tissu réticulé ;

5° Les éléments lymphoïdes ;

6° L'examen histologique du troisième cæcum.

Mais auparavant, je crois utile d'indiquer la technique histologique à laquelle j'ai eu recours.

§ 2. — Technique histologique.

En histologie, la première précaution à prendre, c'est de prélever avec soin les pièces qui seront soumises plus tard à l'examen microscopique et d'éviter la moindre lésion qui pourrait déformer les tissus ou modifier leur aspect. A cet effet, après avoir reposé l'organe sur une plaque de liège, j'ai toujours employé un rasoir bien affûté, pour prélever les divers fragments qui me paraissaient les plus propres à favoriser mes recherches. De cette façon, on ne court pas le risque d'écraser l'épithélium de la muqueuse dont les cellules se déforment si facilement quand on coupe aux ciseaux.

M'étant bien vite aperçu que la structure histologique des

cæcums différait assez sensiblement suivant le niveau étudié, j'ai toujours eu soin de prélever, à propos de chaque type, les pièces à trois endroits différents : à la portion proximale, à la portion moyenne et à la portion distale.

Bien que je n'aie nullement l'intention d'entrer dans tous les détails de la technique histologique que j'ai suivie, je crois utile cependant d'indiquer les fixateurs et les colorants auxquels j'ai eu recours en faisant connaître rapidement leurs inconvénients ou leurs avantages.

Fixateurs. — Ceux que j'ai employés le plus fréquemment sont au nombre de six. Ce sont :

1° L'alcool ;

2° Le bichromate de potasse ;

3° Le sublimé ;

4° Le Zenker ;

5° Le Bouin ;

6° Le Lindsay ;

Ces différents liquides ont été employés tantôt isolément et tantôt comparativement, afin de contrôler l'une par l'autre la lecture de mes coupes. Je déclare, en outre, que pour obtenir de bonnes fixations, il faut ouvrir largement les cæcums ou les pièces qu'on y prélève.

1° *Alcool.* — Je n'y ai eu recours qu'assez rarement et seulement dans les cas où il me suffisait d'obtenir des vues topographiques ou bien encore quand, après avoir reçu des pièces d'Oiseaux rares, il était inutile de chercher une bonne fixation par suite de la mauvaise conservation des tissus.

2° *Bichromate de potasse à* 2,5 p. 100. — Ce réactif m'a rendu des services malgré son discrédit auprès de certains histologistes. Il a, en effet, le grave inconvénient de dissoudre la chromatine des noyaux, ce qui en exclut l'emploi pour les recherches histologiques fines. En revanche, il m'a rendu de bons services toutes les fois qu'il s'est agi d'obtenir par macération, par pinceautage ou agitation dans l'eau, une préparation de tissu réticulé.

3° et 4°. — Les mélanges à base de sublimé acétique proprement dit et mélange de Zenker méritent une mention spéciale, en raison de leurs hautes qualités au point de vue de la fixation.

Employé simplement sous la forme de solution aqueuse saturée, additionnée au moment de l'emploi d'acide acétique, le sublimé est déjà capable de rendre de bons services; mais il modifie sensiblement la structure du protoplasma et quand il s'agit de recherches un peu fines, il a l'inconvénient de lui communiquer un aspect fibrillaire artificiel : en outre, il a un pouvoir de pénétration extrêmement faible.

Mais la plupart de ces inconvénients disparaissent si on emploie le sublimé sous la forme connue actuellement dans la science sous le nom de liquide de Zenker. On peut dire sans hésitation que, dans ce mélange, les diverses parties constituantes conservent toutes leurs qualités en perdant la plupart de leurs défauts. C'est ainsi que le grave défaut reproché au bichromate de potasse de dissoudre la chromatine du noyau disparaît ici par suite de l'adjonction au sublimé d'acide acétique, mélange qui assure une conservation extrêmement satisfaisante des noyaux. D'autre part, les formations fibrillaires dues à l'action du sublimé sont beaucoup moins accusées lorsque le bichlorure est associé au bichromate et à l'acide acétique. Ce célèbre mélange qui n'a cessé de rendre les plus grands services aussi bien dans le domaine de l'anatomie pathologique que dans celui de l'histologie proprement dite, présente encore l'avantage d'une puissance de pénétration considérable et permet l'emploi de toutes les colorations. La safranine elle-même est applicable aux pièces fixées par ce procédé, surtout après mordençage préalable à l'alun de chrome, suivant la technique préconisée par Henneguy.

Le seul inconvénient de ce fixateur (et encore faut-il reconnaître que c'est là un reproche peu grave), est d'exiger des lavages extrêmement soigneux, sous peine de voir appa-

raître dans les préparations des précipités de sels mercuriques fort désagréables.

C'est à ces deux réactifs que je me suis spécialement adressé quand je me suis préoccupé d'étudier l'anatomie microscopique des cæcums.

5° et 6°. — Dans les cas où j'ai eu spécialement en vue l'étude cystologique des éléments ou la structure fine du protoplasma et des noyaux, les pièces ont été fixées par le liquide de Bouin et le liquide de Lindsay.

L'éloge de ce dernier réactif n'est plus à faire. En réalité, ce mélange n'est qu'une modification de celui de Flemming et, c'est grâce à son emploi que la plupart des faits de fine morphologie cellulaire ont été acquis. Les résultats que j'en ai obtenus ont été excellents.

Je tiens également à dire tout le profit que j'ai retiré du mélange nouvellement introduit dans la science par les frères Bouin. Il présente sur le précédent quelques avantages. En effet, il possède une force de pénétration plus grande, ce qui permet la fixation de pièces sensiblement plus volumineuses, ne forme pas de croûte à la surface des pièces et enfin est susceptible de colorations multiples, bien que la méthode de choix me semble être après ce fixateur la coloration à l'hématoxyline au fer de Heidenhain, suivie du mélange de Van Gieson. En somme, ce réactif permet de mettre en évidence à peu près tous les faits relatifs à la morphologie cellulaire et il me semble qu'on peut, sans exagération, le comparer aux mélanges de Flemming et de Lindsay.

Colorants. — Bien que certains réactifs se prêtent à des colorations multiples, le choix des colorants a été presque toujours subordonné à la nature des fixateurs. J'ai fait usage de presque tous les colorants employés en histologie ; mais tandis que les uns sont des colorants nucléaires, les autres sont des colorants plasmatiques.

Parmi les colorants nucléaires, ceux qui m'ont rendu le plus de services sont :

1° Le picro-carmin ;
2° L'hématoxyline de Delafield ;
3° L'hémalun de Mayer ;
4° L'hématoxyline au fer de Heidenhain ;
5° La safranine ;
6° Le rouge-Magenta en solution phéniquée ;
7° Le bleu polychrome de Unna.

Comme colorants plasmatiques, j'ai utilisé :
1° L'éosine à 1 p. 100 ;
2° L'orange G ;
3° Le Lidchgrunn ;
4° Le Van Gieson ;
5° Le mélange de Benda.

Enfin, pour les recherches de fibres élastiques, j'ai eu recours à la solution d'orcéine acide préparée suivant la formule de Unna.

Dans le cas des fixations par l'alcool, le sublimé et le Zenker, j'ai coloré de préférence à l'hématoxyline suivie de quelques gouttes d'éosine ou encore d'orange G.

Pour les pièces fixées au Bouin, j'ai donné la préférence à la coloration à l'hématoxyline au fer de Heidenhain et mélange de Van Gieson.

Enfin, après l'action du mélange de Lindsay, les coupes ont été, dans la majorité des cas, colorées par le rouge-Magenta, complété par le mélange de Benda.

Parfois même, mais assez rarement, après cette fixation, j'ai fait usage du bleu polychrome de Unna et de l'alun de de chrome.

§ 3. — Examen histologique des différentes portions des cæcums.

En étudiant au microscope les nombreuses coupes que j'ai pratiquées dans les différentes parties des cæcums, j'ai bien vite acquis la conviction que suivant le niveau où on fait la coupe, il existe des différences assez marquées que les

procédés histologiques peuvent seuls nous révéler. A cet égard, on peut diviser les cæcums en trois régions : la région proximale, la région moyenne et la région distale. Entre ces trois régions les limites sont peu nettes ; mais à la faveur des coupes en séries on peut remarquer qu'entre deux régions voisines on trouve tout un ensemble de stades intermédiaires.

Toutefois, l'observation précédente ne s'applique qu'aux Oiseaux à cæcums bien développés comme les Coureurs, les Palmipèdes et la plupart des Gallinacés. Au contraire, si on examine les Oiseaux à cæcums réduits, comme les Pigeons et la plupart des Passereaux, on remarque que la structure histologique de leurs cæcums est partout la même et il est à peu près impossible d'y distinguer les trois régions précédentes.

Disons d'abord qu'au point de vue de leur structure générale, les cæcums présentent les quatre tuniques de l'intestin :

1° Une tunique muqueuse (1) ;

2° Une tunique sous-muqueuse ;

3° Une tunique musculaire ;

4° Une tunique séreuse.

Cette dernière tunique ne retiendra pas mon attention, car aucun caractère spécial ne la distingue, et elle se comporte, à l'égard des cæcums comme le mésentère, dont elle n'est, du reste, que la continuation, se comporte à l'égard de l'intestin.

(1) Chez les Mammifères, on remarque au-dessous de la muqueuse intestinale une faible couche musculaire (*muscularis mucosæ*) qui précède un tissu conjonctif lâche constituant la sous-muqueuse. Chez les Oiseaux, je n'ai observé nettement cette disposition que dans les cæcums des grands Coureurs comme le Nandou. Chez les types à cæcums moyennement développés, la *muscularis mucosæ* est encore représentée par quelques éléments de faible importance ; mais quand les cæcums sont rudimentaires cette couche disparaît complètement. Je n'insisterai donc pas sur la *muscularis mucosæ* et, dans les pages qui vont suivre, je donnerai l'appellation de tunique musculaire à la couche située au-dessous de la séreuse et qui constitue la musculature propre de l'intestin et des cæcums.

Par contre, les autres tuniques présentent un ensemble de caractères qui permettent, au seul examen d'une coupe, de déclarer qu'on a sous les yeux des fragments de la région distale, moyenne ou proximale.

Mais, devant étudier en détail dans des paragraphes ultérieurs quelques-uns des tissus formés par ces tuniques, je me contenterai, pour le moment, de donner une description histologique rapide des différentes régions des cæcums chez un Oiseau où ces organes sont assez bien développés, et comme type, je prendrai le Canard.

Ce qui caractérise la portion distale des cæcums du Canard, c'est le faible développement des divers tissus qui les forment. La tunique musculaire s'y trouve considérablement réduite, et bien qu'elle apparaisse encore nettement à l'examen microscopique, son épaisseur n'est guère que la moitié de celle qu'on observe à la région proximale et moyenne. En outre, les fibres longitudinales y sont peu nombreuses, et jamais les éléments lymphoïdes ne se développent dans l'épaisseur de la couche musculaire.

La sous-muqueuse, qui acquiert une certaine importance dans les autres régions, existe à peine, et l'épithélium de la muqueuse, après avoir recouvert les villosités, vient à peu près s'accoler au tissu musculaire. Les glandes y sont peu nombreuses, et seulement de loin en loin, on observe quelques glandes closes à la base des villosités. Celles-ci, bien que moins nombreuses que dans les autres régions, s'y trouvent cependant représentées, et on les voit constituer plusieurs faisceaux disposés en éventail. J'ajouterai que, dans cette région, on ne trouve jamais de valvules conniventes, observation qui m'a été fournie par l'anatomie macroscopique, et qui ne manque pas d'un certain intérêt, surtout quand on songe au développement considérable des valvules dans les autres régions, chez certains Coureurs, en particulier.

Dans la région moyenne des cæcums, le tissu musculaire est largement développé et l'ensemble des fibres forme une

épaisseur double de celle de la région précédente. Les fibres circulaires surtout forment là un gros faisceau, tandis que les fibres longitudinales n'occupent dans les coupes qu'un espace fort réduit, correspondant au huitième de l'espace des fibres circulaires. Les villosités y sont nombreuses et présentent surtout un aspect lobé. Cette région, sans être encore très riche en glandes, offre cependant un certain nombre de glandes closes dans l'épaisseur de la sous-muqueuse.

Mais la portion vraiment intéressante des cæcums est la portion proximale. Ce n'est pas que la tunique musculaire y présente une épaisseur plus considérable que dans la région précédente ; mais la sous-muqueuse y est envahie presque entièrement par le tissu lymphoïde, qui représente ici un élément des plus remarquables. Son développement est tel qu'il pénètre même dans le tissu musculaire, comme s'il voulait se substituer à ce dernier. Quant aux villosités, au lieu d'être ramifiées, comme dans les cas précédents, elles ont plutôt l'aspect conique, avec une base parfois très élargie.

A l'occasion de la structure de la portion proximale des cæcums, je dois signaler également la présence d'un sphincter que l'on rencontre toujours chez les Oiseaux à cæcums développés. C'est, dans la plupart des cas, un anneau musculaire formé d'un faisceau important de fibres circulaires et de fibres radiées dont le plus grand développement correspond à l'endroit où le cæcum forme un angle aigu avec l'intestin. L'ouverture, circonscrite par le sphincter, a habituellement la forme d'une ellipse allongée, dont le grand axe serait parallèle à l'axe intestinal. C'est le cas du Pélican (*Pelicanus onocrotalus* Lin.), chez lequel j'ai trouvé un grand axe de 1 centimètre et un petit axe de 4 millimètres. L'ensemble des tuniques qui, avec le tissu musculaire, forment le sphincter, sont les mêmes que celles des cæcums, et elles font généralement saillie à l'intérieur, sous forme de bourrelet.

Chez certains types, comme l'Outarde canepetière (*Otis tetrax* Lin.), j'ai pu constater que le bourrelet du sphincter présente à sa partie libre une série de petits prolongements, comme des sortes de dents (cinq chez l'Outarde) faisant saillie vers l'intérieur. Ces petits appendices correspondent toujours à des stries longitudinales qui parcourent les cæcums dans le sens de leur longueur. Cette observation s'adresse en général à tous les types dont les cæcums ont acquis un très grand développement. En outre, on n'observe jamais de villosités au niveau du sphincter; ce n'est donc pas là que l'absorption peut se faire, et son unique rôle paraît être de défendre ou de permettre l'entrée et la sortie des résidus de la digestion.

Mais chez les Oiseaux à cæcums peu développés, comme c'est le cas des Rapaces diurnes, le sphincter est rudimentaire. On ne trouve cependant jamais de résidus de la digestion à leur intérieur. Ce fait, d'ailleurs, s'explique aisément quand j'aurai dit que l'orifice par lequel débouchent ces cæcums est extrêmement étroit, atteignant tout au plus 1 millimètre. Dans quelques cas cependant, où ce même orifice est un peu plus développé, comme chez *Spizaetus coronatus* (Lin.), où il atteint environ 3 millimètres, et où la forme rappelle une sorte de boutonnière en croissant, on aperçoit un bourrelet qui se détache de la lèvre supérieure et qui constitue comme une sorte de clapet venant fermer l'orifice des cæcums.

§ 4. — Les villosités.

Suivant Siebold et Stannius, on ne trouve que très rarement des villosités à l'intérieur des cæcums. Oppel, au contraire, note l'importance qu'elles acquièrent chez certains Oiseaux tels que les genres *Gallus* et *Cygnus*.

En réalité, on remarque des villosités à tous les niveaux de la surface interne des cæcums, et bien qu'elles soient particulièrement nombreuses à la région proximale,

elles n'en existent pas moins dans les autres régions.

Je dois déclarer, toutefois, que chez les Oiseaux à cæcums très réduits, il n'y a pas de villosités, ou du moins, elles sont fort peu nombreuses.

La structure des villosités des cæcums des Oiseaux est la même que celle des villosités que l'on rencontre aux différents niveaux de l'intestin. Au-dessous d'une muqueuse recouverte d'un épithélium cylindrique, se trouve une sous-muqueuse qui doit son origine à un tissu réticulé dont les mailles sont toujours plus ou moins envahies par les cellules du tissu lymphoïde. En outre, entre la muqueuse et la sous-muqueuse, on observe un réseau capillaire de vaisseaux sanguins finement anastomosés entre eux, qui forment autour des villosités une sorte de treillis et qui assurent l'irrigation de ces organes.

On a souvent décrit les cellules épithéliales qui recouvrent les villosités, et la plupart des zoologistes s'accordent à leur prêter aujourd'hui un rôle important dans les différents phénomènes d'absorption ; je me contenterai d'ajouter qu'elles sont toujours le siège d'une caryocinèse très active qui se continue durant toute la vie de l'animal.

Eberth, dans son travail sur l'épithélium de l'intestin des Oiseaux, déclare que, durant le cours du développement de certains d'entre eux, tels que le Poulet et l'Ente, on trouve parfois des cils vibratiles à l'extrémité libre des cellules. J'ai voulu vérifier l'observation d'Eberth, et je dois avouer qu'à aucun stade du développement du Poulet, je n'ai vu de cils vibratiles. Les quelques prolongements filiformes que j'ai pu remarquer m'ont paru plutôt être de simples accidents de préparation.

Ce qui caractérise encore tout particulièrement les villosités des cæcums, c'est la très grande variété de leurs formes, qui peuvent se ramener à cinq.

Voici d'abord la forme que je nommerai classique. Ce sont des éléments renflés à leur base et terminés en pointe à leur partie libre. Sous cet aspect, elles rappellent la forme

d'un cône généralement très délié. On les trouve un peu à tous les niveaux de la face interne des cæcums et tout spécialement à la portion proximale.

Quelques-unes sont arrondies à leur portion terminale et la muqueuse qui les recouvre présente une disposition crénelée qui en augmente considérablement la surface. J'ai observé cette forme chez le Coq domestique (Pl. II, fig. 4).

D'autres ont un aspect lobé, avec toute une série de découpures plus ou moins profondes autour d'un axe central. On les trouve dans la portion moyenne des cæcums du Canard (Pl. II, fig. 5).

On en voit qui présentent des formes en éventail, rappelant assez bien la disposition des feuilles palmées de certains arbres. C'est encore, chez le Canard, à la portion distale du cæcum, que les villosités présentent un pareil aspect (Pl. II, fig. 3).

Mais la forme intéressante par son degré même de complexité, s'observe chez certains Coureurs et plus particulièrement à la portion proximale et moyenne des cæcums du Nandou. Les villosités que j'y ai remarquées s'éloignent complètement des formes précédentes : ce sont de véritables arborisations présentant des découpures profondes et très irrégulières et on comprend aisément comment une telle disposition augmente singulièrement la surface d'absorption qui doit être très active chez des Oiseaux d'aussi grande taille (Pl. II, fig. 2).

Ces remarques relatives aux villosités ne s'appliquent qu'aux Oiseaux à cæcums développés. Quant aux Oiseaux à cæcums très réduits et chez lesquels, par conséquent, les résidus de la digestion ne pénètrent pas, on ne trouve pas à proprement parler de villosités dans ces organes. On n'y voit guère qu'une série de renflements de tissu lymphoïde faisant hernie vers l'intérieur et faiblement tapissé par un simple épithélium de la couche muqueuse.

§ 5. — Les glandes.

Les seuls renseignements que nous possédions sur les glandes des cæcums des Oiseaux sont dus à Eberth et à Oppel.

Dans les pages consacrées à l'aperçu bibliographique, j'ai déjà analysé le travail d'Eberth et je rappelle que d'après lui, les cæcums des Oiseaux possèdent trois espèces de glandes closes :

1° Des follicules tout à fait petits enfoncés dans la muqueuse et la sous-muqueuse ;

2° Des follicules un peu plus gros comprenant trois ou quatre groupes analogues aux follicules des Mammifères.

3° De grosses glandes résultant de l'agglomération des follicules et pourvues d'une enveloppe tantôt mince (Oie) et tantôt plus épaisse (Poule).

Quant à Oppel, il se contente de reproduire les observations d'Eberth, en en modifiant seulement les expressions, mais sans que le moindre fait nouveau vienne enrichir la somme de nos connaissances à cet égard.

En réalité, l'appareil sécréteur des cæcums comprend deux éléments glandulaires distincts :

1° Des glandes à canal excréteur.

2° Des glandes closes.

Mais ces deux types ne s'observent en grand nombre que chez les Oiseaux à cæcums développés : aussi est-ce chez eux que je vais tout d'abord les étudier.

Les glandes à canal excréteur sont généralement interposées entre les villosités intestinales et plus ou moins enfoncées dans l'épaisseur de la sous-muqueuse. Le tube excréteur, d'un diamètre si faible que les parois sont souvent en contact, est formé d'un épithélium cylindrique dont les cellules juxtaposées se disposent parfois surtout chez les Oiseaux jeunes, sur deux couches superposées. A la portion terminale du tube excréteur, se trouvent un et rarement

deux renflements constituant les acini de la glande. Les cellules qui tapissent l'acinus sont disposées sur plusieurs couches, mais contrairement à ce que l'on voit dans les glandes en grappe de l'intestin, on observe relativement peu de cellules caliciformes. Pour en trouver, il faut s'adresser aux Oiseaux à cæcums très développés comme les grands Coureurs. Ceux-ci, en effet, ont dans leurs cæcums de véritables glandes en grappe dont les acini sont tapissés par de nombreuses cellules sécrétrices.

La conclusion de ces observations est que les glandes à canal excréteur des cæcums paraissent intermédiaires entre les glandes en grappe de l'intestin et de simples invaginations de la muqueuse.

Ces glandes sont généralement situées à droite et à gauche de la base des villosités et sont particulièrement nombreuses à la portion proximale et moyenne des cæcums.

Grâce à mes recherches embryologiques, j'ai pu assister à leur formation et constater qu'elles ne sont d'abord qu'une simple invagination de la muqueuse. Dans les premiers stades on ne voit que de simples dépressions plus ou moins arrondies; mais, peu à peu, ces dépressions s'enfoncent dans la sous-muqueuse en même temps que les bords libres de la dépression se rapprochent pour circonscrire le canal excréteur. A cet instant, apparaissent les deux éléments constitutifs de la glande, c'est-à-dire la portion basale dont certaines cellules pourront devenir sécrétrices, et le conduit excréteur.

Mais à côté de ces glandes, on en remarque d'autres fort nombreuses également et situées à peu près à tous les niveaux du cæcum, quoiqu'en plus grand nombre à la portion proximale. Celles-ci n'ont pas de canal excréteur et sont logées dans la région profonde de la sous-muqueuse, accolées souvent par groupe de trois ou quatre au tissu musculaire. Tantôt petites et tantôt de dimensions plus considérables, elles constituent les glandes closes, plus communément désignées sous le nom de follicules clos. Ces éléments glandu-

laires ne sont autre chose qu'un réseau de cellules lymphoïdes plus ou moins nettement limité par du tissu réticulé. Parfois même il arrive que les limites sont peu nettes et alors la sous-muqueuse paraît uniquement constituée par un énorme follicule clos.

Si, maintenant, on fait porter ses observations sur les Oiseaux à cæcums rudimentaires, il est facile de constater que chez eux les glandes à canal excréteur sont peu nombreuses; mais, par contre, au-dessous de l'épithélium de la muqueuse, se trouve un réseau lymphoïde extrêmement développé.

Je dois signaler également au milieu du réseau lymphoïde certains éléments glandulaires constitués par une assise de cellules épithéliales circonscrivant une cavité centrale et paraissant complètement isolés au milieu de la sous-muqueuse. En réalité, ce sont encore des glandes à canal excréteur; mais par suite de l'orientation de la coupe, ce dernier n'apparaît pas. C'est un élément glandulaire de ce genre que j'ai représenté dans la figure 8 de la planche IV. Il appartient au Moineau, et autour de la cavité centrale on peut observer un certain nombre de cellules caliciformes avec les produits de sécrétion qu'elles ont élaborés.

§ 6. — Tissu réticulé.

Sous ce nom, les histologistes désignent le tissu interposé à la muqueuse d'une part et au tissu musculaire d'autre part. La place qu'il occupe le fait encore souvent qualifier du nom de sous-muqueuse. Dans les préparations traitées par les diverses méthodes qui ont été mises en œuvre jusqu'à présent, ce tissu se montrait toujours formé par des cellules dont on ne distinguait guère autre chose que le noyau. On avait l'impression d'une réunion de petites masses nucléaires disposées sans ordre au sein d'une masse fondamentale.

C'est bien là, en effet, l'image que donnent les méthodes ordinaires; car elles sont impuissantes à démêler les élé-

ments constitutifs d'un pareil tissu et à mettre en relief leurs rapports respectifs ainsi que leur agencement. L'élucidation de tous ces points ne peut être obtenue que grâce à certains procédés imaginés spécialement à cet effet et dont l'application assez souvent délicate ne donne pas toujours de bons résultats.

Parmi les diverses méthodes aujourd'hui classiques, une seule m'a donné des résultats satisfaisants; c'est la méthode d'agitation des coupes dans l'eau, le pinceautage n'étant guère utilisable ici, en raison de la faible épaisseur des coupes et de la fragilité extrême des tissus auxquels on a à faire. Je me suis donc adressé à la méthode classique. Les pièces ont macéré pendant huit jours dans une solution faible de bichromate de potasse à 2,5 p. 100. Evidemment la fixation est imparfaite; mais, en revanche, la dissociation (et c'est là le but poursuivi) est assurée par le séjour des fragments dans cette solution. Au sortir du bain au bichromate de potasse, les pièces sont lavées à grande eau et incluses dans la gomme. Elles sont ensuite posées sur de petits cubes de bois et placées à l'intérieur d'une cloche saturée de vapeurs d'alcool. On les débite enfin en coupes minces au moyen du microtome à glissière. Les coupes ainsi obtenues sont débarrassées soigneusement de la gomme qui les imprègne par un lavage minutieux à l'eau tiède plusieurs fois renouvelée et lorsque toute trace de la masse d'inclusion a été ainsi écartée, les coupes sont transportées dans un tube à essai dans lequel elles sont énergiquement secouées. C'est seulement après cette longue série de manipulations qu'elles seront disposées sur la lame porte-objet, colorées à l'hématoxyline-éosine et traitées ensuite d'après les procédés de la technique ordinaire.

Les préparations ainsi obtenues présentent un aspect bien différent de celui offert par les techniques précédentes. En effet, l'agitation dans l'eau a débarrassé la sous-muqueuse de la plupart des cellules arrondies qui l'imprégnaient et celle-ci se montre alors formée d'un réticulum de cellules ana-

tomosées par leur extrémités. Un certain nombre de ces éléments ne présente que deux prolongements; mais le type le plus fréquent est muni de deux et trois prolongements. Ces cellules ramifiées ont toujours un volume assez minime. Le noyau de forme généralement allongée ne dépasse guère 7 μ. Quant au cytoplasma, il est toujours extrêmement réduit et ce n'est qu'exceptionnellement que son épaisseur dépasse 1 μ.

Tel est le tissu réticulé des cæcums des Oiseaux. J'en ai fait tout spécialement l'étude dans les cæcums du Poulet; mais j'ai pu me convaincre que chez les autres Oiseaux et, en particulier chez le Canard et le Nandou, les éléments constitutifs ne diffèrent en rien de ceux que je viens de décrire. Ce sont toujours des cellules ramifiées, de faible dimension et dont le noyau allongé forme la majeure partie du volume.

Chez tous les Oiseaux, mais tout particulièrement chez les Oiseaux à cæcums rudimentaires, ce tissu subit une transformation spéciale : les éléments lymphoïdes l'envahissent, constituant ainsi une sorte de nouveau tissu dont l'étude devait avoir sa place marquée dans ce travail d'ensemble. Je n'ai certes pas l'intention de prétendre que dans ce cas le tissu réticulé disparaît; mais le réticulum formé par les prolongements de ses cellules est complètement masqué par la présence de ces éléments lymphoïdes qui prennent une si grande importance dans les cæcums de certains Oiseaux.

§ 7. — Éléments lymphoïdes.

L'un des faits les plus intéressants que l'étude histologique des différentes portions des cæcums m'a permis de mettre en lumière, est assurément le très grand développement des éléments lymphoïdes qui, comme je l'ai signalé plus haut, envahissent peu à peu le tissu réticulé.

Cette sorte de substitution est même si complète chez les

Oiseaux à cæcums rudimentaires, comme le Pigeon, les Rapaces diurnes et la plupart des Passereaux, qu'à l'examen d'une coupe, on n'aperçoit guère qu'une large assise de tissu lymphoïde qui constitue à elle seule les neuf dixièmes de ces organes (Pl. IV, fig. 10).

Il y a donc lieu de considérer le tissu lymphoïde chez deux groupes d'Oiseaux :

1° Chez les Oiseaux à cæcums rudimentaires ;

2° Chez les Oiseaux à cæcums développés.

Chez les Oiseaux à cæcums rudimentaires, j'ai eu déjà l'occasion de faire remarquer que le tissu musculaire était fort réduit. Le tissu lymphoïde, au contraire, s'y trouve en grande abondance, et l'examen microscopique permet d'y observer : d'une part, des cellules lymphoïdes extrêmement nombreuses, de l'autre des éléments glandulaires circonscrivant de toutes parts une cavité centrale et qui ont déjà été signalés dans le paragraphe 5, comme étant de simples sections des glandes à canal excréteur. Ces différents éléments sont maintenus par les mailles du tissu réticulé.

Les cellules lymphoïdes ne présentent rien de bien particulier; elles sont généralement mononucléaires, et si on s'adresse à des coupes prélevées sur des cæcums d'un Oiseau jeune, comme je l'ai fait pour le Moineau, on peut observer un certain nombre de phénomènes caryocinétiques dont il est assez difficile, toutefois, de suivre l'ensemble des phases chez l'Oiseau, par suite, sans doute, de l'action des fixateurs.

Le fait de l'invasion des cæcums par le tissu lymphoïde, est surtout remarquable chez le Pigeon où ce tissu forme presque à lui seul l'épaisseur de la paroi, alors que la tunique musculaire est réduite à quelques fibres. A ce point de vue, il m'a paru utile de faire une série de coupes, intéressant à la fois les cæcums et l'intestin, et de comparer au même niveau la structure respective de ces deux organes. (Pl. IV, fig. 10).

Dans l'intestin, le tissu lymphoïde est très faiblement

représenté, et son épaisseur ne dépasse guère celle de la tunique musculaire ou de la couche épithéliale. Au contraire, dans les cæcums, le tissu lymphoïde occupe à lui seul, dans certaines régions, près des neuf dixièmes de la paroi, et ne pouvant déborder vers l'extérieur par suite de la ceinture musculaire qui l'entoure, on le voit gagner peu à peu la partie centrale, si bien que la cavité dont cette portion est originairement creusée, se trouve de plus en plus réduite.

Si, maintenant, on examine un Oiseau à cæcums développés, le tissu lymphoïde n'a plus qu'une faible importance. Placé comme toujours entre l'épithélium de la muqueuse et le tissu musculaire, il a une épaisseur inférieure à celle de ce dernier et souvent même les cellules lymphoïdes qui le constituent en partie, ne s'observent que dans la portion centrale des villosités. Quant à l'espace situé entre deux villosités voisines, il sera souvent occupé tantôt par des follicules clos, et tantôt par des glandes à canal excréteur dont l'acinus viendra se mettre en contact avec la tunique musculaire.

Mais entre ces types extrêmes, on rencontre toute une série d'Oiseaux à cæcums moyennement développés et chez lesquels le tissu lymphoïde pénètre peu à peu au milieu du tissu musculaire. A cet égard, l'étude histologique des cæcums des Palmipèdes, et particulièrement du Canard, présente un intérêt tout spécial. En examinant des coupes perpendiculaires à l'axe et pratiquées surtout à la région proximale, on aperçoit nettement, au milieu des fibres musculaires de nombreux ilôts de tissu lymphoïde tantôt complètement isolés et tantôt encore en communication par un léger pédicule avec la couche lymphoïde. Comment certains ilôts se trouvent-ils ainsi isolés de la sous-muqueuse? L'explication en est fournie par l'examen de coupes en séries. Il m'a été facile, en effet, de voir la suite des stades parcourus depuis le moment où le tissu lymphoïde commence à s'enfoncer dans la couche musculaire, jusqu'à l'instant où les ilôts lymphoïdes sont complètement isolés.

Ce n'est d'abord qu'un simple bourgeon qui écarte les fibres musculaires et s'insinue entre elles. Ce bourgeon s'enfonce plus profondément et, par suite sans doute d'une division caryocinétique des cellules, dont il est malaisé, par ailleurs, de suivre les phases, augmente rapidement de volume.

Dans un troisième stade, on aperçoit un étranglement qui se produit au niveau des fibres circulaires les plus internes du tissu musculaire : alors le bourgeon lymphoïde n'est plus relié au tissu lymphoïde général que par une sorte de pédicule. Celui-ci, se rétrécissant de plus en plus, ne tarde pas à disparaître et ainsi le bourgeon primitif est bien vite devenu un ilôt isolé au milieu du tissu musculaire (Pl. III, fig. 1-6).

Ces faits sont moins nets dans les autres portions des cæcums où l'on peut cependant observer parfois quelques bourgeons lymphoïdes s'enfonçant dans la couche musculaire. Mais ce n'est que dans la région proximale seule qu'on peut constater des ilôts lymphoïdes complètement isolés au milieu du tissu musculaire.

La constatation de ces ilôts lymphoïdes, ou mieux de ces follicules clos dans l'épaisseur de la couche musculaire circulaire a, tout d'abord, soulevé une objection, et je me suis demandé si je n'étais pas là en présence du même fait que l'on observe dans le tube intestinal de l'Homme, c'est-à-dire l'introduction des follicules clos dans la *muscularis mucosæ*. Je ne crois pas cette explication admissible pour les raisons suivantes.

Tout d'abord, les couches musculaires circulaires et longitudinales des cæcums des Oiseaux se continuent sans interruption avec les mêmes couches de l'intestin. Sur les coupes longitudinales intéressant à la fois cæcums et intestin, on constate une continuité absolue entre les tuniques musculaires visées ici. Par conséquent, il semble rationnel d'admettre que les prolongements lymphoïdes figurés dans les coupes 2-6 de la planche III et décrits ci-dessus, sont bien situés dans la musculature propre de l'intestin.

D'ailleurs, dans certains cas, rares il est vrai (grands Coureurs comme le Nandou), la sous-muqueuse présente un développement considérable et, alors, renferme une *muscularis mucosæ* très nette. Chez ces types, les couches musculaires correspondant à la musculature propre de l'intestin sont bien développées : on remarque toutefois que chez eux, il n'y a pas de follicules clos dans la musculature propre. Mais chez les Oiseaux où ces follicules atteignent leur maximum de développement, il existe, en outre, une faible couche musculaire intermédiaire qu'on peut vraisemblablement rapprocher de la *muscularis mucosæ.*

Pour que mon hypothèse fût inadmissible, il faudrait admettre que la musculaire externe des cæcums n'est autre qu'une *muscularis mucosæ* hypertrophiée et divisée en trois couches : or, comme les faits d'observation démontrent d'une façon formelle que la musculature entière de l'intestin se continue intégralement dans les cæcums, de façon à y reproduire les mêmes dispositions que dans l'intestin lui-même, il faudrait admettre, alors que l'intestin des Oiseaux est dépourvu des couches qui, chez les Mammifères, constituent la musculature intestinale. Or, à ma connaissance, aucun fait embryologique n'autorise une telle conception.

Me réservant, d'ailleurs, de donner une interprétation de l'ensemble de ces faits dans la conclusion de mon travail, je me contenterai, pour l'instant, de résumer ainsi les observations de ce paragraphe :

1° Chez les Oiseaux à cæcums rudimentaires, le tissu lymphoïde est très développé et peut même constituer les neuf dixièmes de l'organe.

2° Chez les Oiseaux à cæcums très développés, le tissu lymphoïde n'est que très faiblement représenté.

3° Entre ces deux groupes extrêmes, il existe un troisième groupe d'Oiseaux à cæcums moyennement développés et chez lesquels le tissu lymphoïde envahit la tunique musculaire.

§ 8. — Histologie du troisième cæcum.

C'est sur le Poulet tout spécialement que j'ai fait porter mes observations pour l'étude que j'ai entreprise sur le troisième cæcum et, à la suite de mes recherches, je crois être à même de pouvoir signaler les détails de sa structure histologique, ainsi que l'ensemble des phénomènes qui, dans la majeure partie des cas, amènent sa disparition.

Comme je l'ai établi dans la première partie de mon travail, l'organe destiné à devenir plus tard le troisième cæcum n'est d'abord qu'un simple canal faisant communiquer avec l'intestin grêle le contenu de la vésicule du jaune. A ce moment, deux vaisseaux l'accompagnent : ce sont l'artère et la veine omphalo-mésentériques ; mais peu à peu le jaune s'épuise et à mesure que la vésicule diminue, l'extrémité du canal s'oblitère. Enfin, au moment où les derniers vestiges du jaune ont disparu, c'est-à-dire du quarantième au cinquantième jour (1), le canal vitellin est devenu le troisième cæcum.

Ce n'est que progressivement que sa structure s'organise et, durant toute la période pendant laquelle le jeune Poulet reste dans l'œuf, on n'aperçoit guère que l'épithélium de la muqueuse qui tapisse l'intérieur du canal et qui procède du même feuillet blastodermique que l'épithélium de la muqueuse intestinale dont il n'est, du reste, que la continuation. Les cellules de cette couche ont un aspect cylindrique d'une très grande netteté et, contrairement à ce que l'on verra plus tard, elles n'ont généralement qu'un seul noyau et ne sont disposées que sur une seule rangée. On n'observe pas encore de division cariocynétique. Tout autour sont

(1) Comme je l'ai signalé plus haut, la date de la disparition du jaune est quelque peu variable. Si l'Oiseau trouve une nourriture peu abondante, la vésicule du jaune suppléant alors à une telle insuffisance sera forcément épuisée de bonne heure ; mais s'il est copieusement nourri, l'animal ménage ses réserves alimentaires et la vésicule ne sera résorbée que plus tard.

disposées des formations mésodermiques constituant une véritable mésoglée où, à part de nombreuses cellules lymphoïdes, il est difficile de distinguer les différents tissus qui entoureront plus tard la muqueuse.

Au vingtième jour, on assiste à une différenciation notable des formations mésodermiques. Au milieu d'un tissu lymphoïde fort net et formé de grosses cellules généralement mononucléaires, on aperçoit quelques petits éléments glandulaires et déjà se dessine une ébauche de tissu musculaire à fibres courtes et ovalaires (Pl. IV, fig. 4).

Le vingt et unième jour, c'est-à-dire aussitôt après l'éclosion, les faits précédents se sont accentués d'avantage préparant ainsi le progrès sensible qui s'effectue le vingt-deuxième jour où les villosités apparaissent et où, à la muqueuse, fait suite un tissu lymphoïde toujours très développé et dont les cellules se rencontrent même au milieu du tissu musculaire dont les fibres allongées et très nettes circonscrivent parfois d'étroits espaces envahis par les éléments du tissu lymphoïde.

L'examen des coupes du vingt-troisième au vingt-neuvième jour ne mériterait guère de retenir notre attention si, au milieu de la sous-muqueuse et surtout dans sa partie profonde, n'apparaissaient un certain nombre de follicules clos qui constituent l'élément glandulaire le plus important, certainement, du troisième cæcum. Je n'insisterai pas sur les détails de leur structure qui rappelle exactement celle qui a été décrite dans le paragraphe 5. J'ajouterai seulement qu'ici encore, comme au vingt-deuxième jour, le tissu musculaire reste envahi par les éléments lymphoïdes.

Rien de pareil au trentième jour : les différentes couches sont bien limitées et on ne voit plus les tissus empiéter les uns sur les autres. La muqueuse est recouverte par plusieurs rangées de cellules épithéliales et on observe une sous-muqueuse où l'examen microscopique ne laisse guère apercevoir que les cellules arrondies du tissu lymphoïde. Celui-ci, toutefois, paraît avoir perdu de son importance et,

à part une légère bande doublant intérieurement la tunique musculaire, il ne se montre guère en abondance que dans les villosités. Celles-ci, généralement larges à la base se terminent parfois en pointe, mais ont encore assez souvent un sommet plus ou moins arrondi (Pl. IV, fig. 5). Cette dernière disposition s'observe surtout dans les cæcums en voie de disparition. A ce stade, en effet, l'animal ne retire plus de cet organe qu'une faible somme de bénéfices ; aussi, n'y a-t-il pas lieu d'être surpris que les villosités diminuent peu à peu d'importance et tendent même à disparaître (Pl. IV, fig. 6). Quant aux glandes closes elles sont toujours plus ou moins accolées au tissu musculaire. Celui-ci, formé d'une couche interne assez épaisse de fibres circulaires doublées extérieurement d'une couche mince de fibres longitudinales, apparaît très nettement dans la coupe, surtout si on a pris le soin de la pratiquer à la portion proximale ou moyenne (Pl. IV, fig. 5 et 6). A propos du tissu musculaire il peut y avoir un certain intérêt à noter qu'à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité, les fibres constitutives de ce tissu et surtout les fibres longitudinales disparaissent peu à peu : il arrive même qu'à un certain niveau on ne remarque plus guère qu'une couche très mince de fibres circulaires.

Les jours suivants, pendant lesquels le troisième cæcum s'organise définitivement, on retrouve l'ensemble des caractères que je viens de décrire et rien, assurément, ne distinguerait une suite de coupes faites au même niveau à vingt-quatre heures d'intervalle, si, à mesure que l'animal grandit, on ne constatait une tendance du tissu lymphoïde à pénétrer dans le tissu musculaire et si, en même temps, n'apparaissaient pas de grosses cellules polynucléaires et à contour irrégulier, dont l'activité contribuera à la disparition du troisième cæcum chez le Poulet : ces cellules sont des macrophages.

Je signalerai également un autre caractère : c'est l'absence de tout sphincter. Aussi, le troisième cæcum débouche-t-il librement dans l'intestin.

Il ne me reste plus, désormais, qu'à étudier les procédés mis en œuvre pour la disparition de cet organe chez le Poulet ; mais il ne saurait être dépourvu d'intérêt d'observer auparavant sa structure histologique chez les ordres où, loin de s'atrophier, il persiste toute la vie. Je m'adresserai pour cela à un Palmipède et, comme type, je prendrai le Canard. Un examen même très rapide de coupes en séries pratiquées à différents niveaux, permet de faire la remarque que le tissu lymphoïde s'y trouve considérablement développé. La muqueuse, très mince, et simplement recouverte par une couche de cellules épithéliales sur une seule rangée est entourée d'une sous-muqueuse transformée en tissu lymphoïde au milieu duquel on peut observer un certain nombre de glandes closes. Ce tissu lymphoïde qui forme à lui seul les trois quarts de l'épaisseur des parois, pénètre également dans la tunique musculaire et y forme, au milieu des fibres circulaires, un certain nombre de petits îlôts tels qu'on les a remarqués dans des coupes de la portion proximale des cæcums ordinaires de ce même animal. Il y a de nombreuses villosités élargies à leur base et toujours terminées en pointe : on ne constate pas ici leur disparition comme cela a lieu chez les types où cet organe n'est que temporaire (Pl. IV, fig. 9).

Quant au tissu musculaire, il présente la même disposition que celle que j'ai indiquée pour le troisième cæcum du Poulet et si on fait des coupes de plus en plus rapprochées de l'extrémité, on observe que les fibres circulaires persistent, tandis que les fibres longitudinales y deviennent de plus en plus rares.

La disparition du troisième cæcum paraît due au rôle spécial joué par les grosses cellules dont j'ai signalé plus haut la présence et qui ont été désignées sous le nom de macrophages. Ce n'est, en réalité, qu'un cas particulier du phénomène de la phagocytose dont les procédés ont été si bien étudiés par le professeur Metchnikoff, dans ses admirables leçons sur la Pathologie comparée des inflammations.

A la vérité, je dois déclarer que malgré toutes mes recherches, il m'a été impossible d'observer les diverses phases de cette digestion cellulaire par l'activité des macrophages : cela tient probablement à l'action des fixateurs qui déforment toujours plus ou moins les contours cellulaires.

Quoi qu'il en soit, l'hypothèse de la disparition du troisième cæcum par les procédés de la phagocytose me paraît justifiée par un double fait : d'abord par la présence des macrophages seulement constatée au moment où cet organe est en voie de disparition et ensuite par l'aspect de leurs noyaux de très grande taille où paraissent accumulés de nombreux fragments de filaments chromatiques formant une masse trop volumineuse pour n'avoir pas été empruntés à une cellule étrangère.

Il est malaisé de fixer une date pour assigner à l'avance la disparition totale du troisième cæcum. Cela dépend naturellement de l'activité des cellules phagocytaires ; or, ce dernier facteur est plus ou moins variable. Souvent, chez le Poulet âgé de quatre mois, il n'y en a plus la moindre trace. Toutefois, j'ai pu encore constater sa présence chez un Poulet âgé de cent quarante-neuf jours et chez ce dernier animal, je lui ai trouvé à cette date une longueur de 4 millimètres. On peut cependant assurer que les éléments qui provoquent sa disparition entrent en activité dès la fin du troisième mois et que deux mois plus tard environ, cet organe a complètement disparu au moins chez la plupart des Gallinacés.

CHAPITRE II

PHYSIOLOGIE

§ 1er. — Considérations générales sur la physiologie des cæcums.

La question la plus importante que la physiologie ait à résoudre à l'égard des cæcums est assurément celle de leur rôle. Malheureusement, jusqu'ici, sauf quelques timides hypothèses de Home, Meckel, Owen, Gadow, nous ne sommes réduits qu'à de vagues conjectures. Du reste, comment pourrait-il en être autrement? Certes, les zoologistes dont je viens de citer les noms ont été des observateurs habiles, mais ils ont toujours négligé de soumettre leurs hypothèses au contrôle de l'expérience.

Parmi les questions que je me suis posées relativement à la physiologie des cæcums, quelques-unes m'ont paru offrir un intérêt particulier : aussi est-ce sur ces dernières que j'ai fait plus spécialement porter mes recherches.

Je me suis d'abord demandé ce qui pourrait bien advenir si on enlevait les cæcums. Ayant ensuite pratiqué une fistule cæcale, j'ai recueilli les sécrétions glandulaires de ces organes pour en faire l'étude expérimentale.

J'ai également étudié l'action de l'alimentation sur leur développement et enfin, après avoir posé une ligature au ras de l'intestin, j'ai eu la curiosité de rechercher les accidents qui en pourraient résulter.

De là, cinq paragraphes :

1° Ablation des cæcums ;

2° Fistule cæcale ;

3° Étude expérimentale de la sécrétion ;

4° Modifications dues à l'alimentation ;

5° Lésions provoquées par la ligature des appendices.

§ 2. — Ablation des cæcums.

Le premier fait qui ait tout d'abord frappé mon esprit, se rapporte à la présence ou à l'absence des cæcums. Si la plupart des Oiseaux en ont deux, il y en a qui n'en ont qu'un seul et même pas du tout : or, il ne semble pas que la privation de ces organes entraîne chez ces derniers des conséquences fâcheuses. A la suite de ces réflexions, j'ai été amené à pratiquer l'ablation des cæcums et j'ai pu constater que cette suppression ne provoquait chez eux aucun trouble dans le bon fonctionnement de l'organisme.

C'est, en réalité, M. Pettit qui m'a donné la première idée d'une telle expérience et c'est grâce à ses conseils que j'ai pu la mener à bonne fin.

Je crois bien pouvoir déclarer que c'est la première fois que l'ablation des cæcums a été pratiquée chez l'Oiseau et, en raison des conséquences que peut avoir une telle expérience pour la détermination du rôle physiologique de ces appendices, il m'a paru intéressant d'exposer en quelques mots la technique opératoire à laquelle j'ai eu recours.

Bien que mes expériences n'aient porté que sur le Coq domestique et sur le Canard commun, je demeure convaincu qu'en appliquant scrupuleusement les procédés d'une minutieuse asepsie, on pourra impunément pratiquer l'ablation des cæcums chez toutes les espèces.

On fixe d'abord l'animal sur le dos et, pour empêcher les mouvements de la tête, le cou est maintenu en extension au moyen d'une tige recourbée sur laquelle glisse un fil de fer que l'on introduit dans le bec à la façon d'un mors. Il faut ensuite anesthésier l'animal : du reste, quelques gouttes d'éther sulfurique suffisent pour provoquer rapidement le sommeil.

La sensibilité abolie, on pratique l'antisepsie de la région ventrale qui a été auparavant débarrassée de ses plumes et, à cet effet, après un premier lavage au savon et à l'alcool,

on frictionne cette partie avec des tampons imbibés de permanganate de potasse, dont on pourra faire disparaître les traces au moyen du bisulfite de soude et on termine par un nouveau lavage à l'eau phéniquée.

Il faut ensuite inciser la paroi abdominale sur la ligne blanche et cela en un seul temps. On écarte les parois au moyen des écarteurs de Farabeuf confiés à un aide et presque toujours, dès l'ouverture du corps, on aperçoit l'extrémité d'un cæcum. On le déroule avec précaution et on arrive ainsi, assez rapidement, sur le point d'origine des deux cæcums. A ce moment, on fait écarter largement les parois pour rechercher le paquet vasculaire qui les arrose et on pose un catgut de façon à assurer l'hémostase en un seul temps. Cela fait, on libère le cæcum depuis son extrémité distale jusqu'au pédicule d'insertion et on le débarrasse de son mésentère et de ses vaisseaux, ce qui s'effectue sans perte de sang. On pose une ligature au catgut au ras de l'intestin et on coupe au thermocautère entre cette ligne et une pince placée à un centimètre de la ligature du côté de l'extrémité libre du cæcum.

On opère de même de l'autre côté. Les suites opératoires sont nulles. L'animal ne donne aucun signe extérieur de souffrance et c'est à peine si pendant deux ou trois minutes, on le voit agité d'un tremblement nerveux que le professeur Richet a signalé comme un réflexe destiné à lutter contre le froid qui l'a envahi pendant la période d'anesthésie. Deux heures après, l'animal recommence à manger et rien n'indique le moindre trouble dans les fonctions digestives.

En résumé, de l'ensemble de mes observations, il paraît résulter que la suppression des cæcums des Oiseaux ne semble pas devoir exercer de retentissement fâcheux sur le bon fonctionnement de leur organisme.

§ 3. — Fistule cæcale.

Quand on observe un Oiseau dont les cæcums sont développés, il est rare qu'on les trouve vides : ils sont, au contraire, presque toujours remplis de débris alimentaires. La remarque, du reste, en a été faite par bon nombre de zoologistes et tout particulièrement par Carus et Owen qui croient pouvoir conclure de ce fait que les sécrétions élaborées par les glandes de ces organes exercent leur action sur les substances alimentaires qui y pénètrent. Mais une telle manière de voir, si vraisemblable qu'elle puisse paraître, ne peut être ainsi acceptée sans contrôle et tant que l'expérimentation ne sera pas intervenue, elle ne sera jamais qu'une simple hypothèse. Voilà pourquoi j'ai résolu de pratiquer une fistule cæcale qui me permît de recueillir les sucs glandulaires et de les faire ensuite agir sur des corps chimiquement connus.

C'est avec le concours de M. Launoy que cette série de recherches a été entreprise et il m'est infiniment agréable de le remercier ici de son aimable collaboration (1).

La réalisation d'une fistule cæcale bien que calquée sur les procédés courants des laboratoires physiologiques nous a demandé une certaine somme d'efforts. Au début, nous nous sommes heurtés à une série d'insuccès tous imputables à la même cause. Afin de recueillir la totalité des sucs sécrétés, il était indispensable d'isoler complètement le cæcum sur lequel devait porter notre intervention, du restant du tube digestif. Mais, en raison de la multiplicité des germes renfermés même à l'état normal dans cet organe, il se produisait une culture très virulente à l'intérieur du cæcum et l'animal succombait quatre à cinq jours après, avec tous les symptômes d'une affection péritonéale. Nous avons perdu, de cette façon, tous les animaux que nous

(1) Nous publierons dans un travail qui paraîtra ultérieurement, les détails complets de nos recherches.

avons opérés, jusqu'au moment où nous avons modifié notre manière de faire.

L'opération qui seule nous a donné des résultats comprend deux temps séparés l'un de l'autre par un intervalle de cinq à six jours.

Premier temps. — L'animal est fixé sur le dos, et son abdomen dont les plumes ont été enlevées la veille, est aseptisé d'après le procédé mis en usage pour l'ablation des cæcums.

Comme toujours, on provoque le sommeil au moyen de quelques gouttes d'éther sulfurique et ensuite, on incise en un seul temps la peau sur la ligne médio-ventrale, de telle façon que l'incision ait une longueur de 4 à 5 centimètres. Les bords de l'incision sont maintenus distendus au moyen de deux écarteurs, ce qui permet à l'opérateur de rechercher une portion quelconque du cæcum droit. Le choix du cæcum n'est pas indifférent : celui de droite, par suite de la position qu'il occupe, rendant plus aisée l'exécution des deux temps. Il faut d'ailleurs déclarer que les cæcums se reconnaissent facilement à leur coloration au milieu des autres anses intestinales. Une fois le cæcum reconnu l'extrémité distale de ce dernier est pincée en travers au moyen d'une pince intestinale de Chaput, qui est maintenue à plat en dehors de la cavité cœlomique. Il faut ensuite recoudre avec soin les lèvres de la plaie par points séparés, à la soie. Toutefois, un léger espace est ménagé pour le passage de l'extrémité distale du cæcum. On enlève alors la pince et en agissant au moyen de pressions douces dirigées de l'extrémité libre vers le pédicule, on débarrasse ainsi, aussi complètement que possible cette portion terminale, des résidus alimentaires qui forment son contenu. Ceci fait, l'extrémité est ouverte, puis sectionnée d'un coup de ciseau, après avoir pris toutefois la précaution de l'isoler dans une compresse, afin d'éviter l'écoulement du contenu sur la plaie. On introduit alors à l'intérieur du cæcum une canule de verre munie d'un étranglement annulaire, ce qui permet

de la maintenir en place au moyen d'une suture en cordon de bourse. On peut encore la fixer définitivement au moyen d'un ou deux points supplémentaires. Elle est ensuite bouchée au moyen d'un petit tube en caoutchouc et l'animal est enfin abandonné à lui-même.

On peut, si on le désire, recouvrir la plaie d'un pansement aseptique ; mais nous avons reconnu que cette précaution n'était pas indispensable.

Second temps. — Il ne doit s'exécuter que cinq à six jours après le premier. Il consiste simplement à pratiquer une légère incision de 2 à 3 centimètres dans le flanc droit de l'animal et à profiter de cet orifice pour poser une solide ligature à la soie au ras du pédicule du cæcum, en évitant avec soin le nerf intestinal et le paquet vasculaire.

Quant aux produits de sécrétion, on peut les recueillir dans un petit sac en caoutchouc.

Le seul inconvénient de cette manière de faire réside dans la surveillance presque constante dont l'animal doit être l'objet ; car, très souvent, il déchire le sac avec son bec et ne se fait pas, d'ailleurs, le moindre scrupule de l'avaler.

Nos expériences ont porté sur le Canard et sur le Dindon.

§ 4. — **Étude expérimentale de la sécrétion.**

Le suc cæcal provenant de la fistule pratiquée suivant le mode opératoire qui vient d'être décrit, se présente sous l'aspect d'un liquide épais, filant, brunâtre, à saveur douce, à odeur fécaloïde et à réaction amphotère au tournesol, neutre à la phénolphtaléine et au méthylorange. Conservé dans une pipette, il se sépare en deux couches : une couche supérieure limpide, grisâtre ; une couche inférieure plus épaisse, gris foncé, boueuse. Dilué dans l'eau distillée et filtré, le suc cæcal donne sous l'action de la chaleur, à l'ébullition, un léger coagulum. Il précipite par l'acide trichloracétique, l'acide nitrique, le bichlorure de mercure, l'iodure

double de mercure et de potassium, l'acide picrique, le tannin, l'acétate de plomb ammoniacal, le ferro-cyanure acétique, le chlorure de platine. Il donne la réaction xanthoprotéique et celle de Millon ; mais chez le suc cæcal frais, le Biuret est négatif, sauf toutefois dans les macérations cæcales où il est nettement positif.

Avec l'azotate d'argent, on obtient un précipité en partie soluble dans l'ammoniaque (présence de chlorures). Sous l'influence des acides, on obtient un faible dégagement gazeux troublant l'eau de baryte (carbonates).

La sécrétion du suc cæcal est peu abondante et intermittente. En vingt-quatre heures, nous n'avons recueilli chez un Canard ayant reçu une injection de muscarine, que 41 centigrammes et 68 chez un Dindon, sans injection préalable de muscarine. On ne peut, d'ailleurs, évaluer rigoureusement la quantité de sécrétion. On trouve, en effet, fréquemment, interceptant l'ouverture de la canule, des bouchons de suc cæcal coagulé, enrobant des débris d'épithélium. C'est un accident de ce genre qui a provoqué la formation d'une cavité close chez un Dindon en expérience et qui a déterminé sa mort.

Nous avons entrepris des recherches sur les différents groupes d'aliments, en nous servant tantôt du suc cæcal dilué, tantôt du liquide de lavage des cæcums et tantôt enfin de la macération de l'organe.

A. — *Action sur les hydrates de carbone.*

Expérience I. — Vingt et un de sucre cæcal de Canard sont dilués dans 8 centimètres cubes d'eau fluorée à 2 p. 100 et filtrés : nous obtenons ainsi 5 centimètres cubes que nous répartissons par moitié dans deux flacons A et B où on a déjà versé une solution d'empois d'amidon de Blé à 1 p. 100. Les deux flacons sont alors placés à l'étuve, l'un à 40°, l'autre à 27.

Après seize heures de contact, le Fehling est positif dans

les deux flacons. Nous ajoutons alors en A et en B 10 centimètres cubes du même empois. Après quarante-huit heures on filtre et on élimine les traces d'albumine par l'acétate de fer. Dans le liquide filtré et débarrassé de toute trace de fer, on caractérise par la phénylhydrazine l'existence d'une phénylhydrazone cristallisée en épis à point de fusion 205°,4.

EXPÉRIENCE II. — Le suc cæcal dont nous nous servons provient de quarante-quatre heures de sécrétion chez un Canard qui n'a pas reçu d'injection de muscarine. Dans cette seconde expérience, chaque flacon reçoit 30 centimètres cubes d'empois d'amidon de Blé en solution fluorée et 1 centimètre cube de soluté de suc cæcal dans NaFl à 2 p. 100. Deux flacons sont placés à 40°, deux à 27 et enfin un cinquième est placé à 40° après avoir été préalablement porté à 75.

Chaque prise d'essai est faite au moyen d'une pipette stérile et les résultats sont ramenés à un même volume.

FLACONS.	TEMPÉRATURE.	NATURE de l'amidon.	RÉSULTATS FOURNIS par les réactifs après des temps donnés (1).									SUCRES RÉDUCTEURS après 48 h. (exprimés en dextrose).
			FEHLING.			KNAPP.			PHÉNYLHYDRAZINE.			
			1 h.	6 h.	16 h.	1 h.	6 h.	16 h.	1 h.	6 h.	16 h.	
1	40°	empois	—	—	+	—	—	+	—	—	+	0,2772
2	27°	id.	—	—	+	—	—	+	—	—	+	0,1628
3 (2)	40°	id.	—	—	+	—	—	—	—	—	+	0,062
4	40°	crû	—	—	+	—	—	+	—	—	+	0,126
5	23-27°	id.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0

EXPÉRIENCE III. — Nous avons opéré avec 0gr,68 de suc cæcal de Dindon, recueilli en vingt-quatre heures, sans le secours d'un excitant sécrétoire. Il a été dilué dans 10 centimètres cubes d'eau fluorée à 2 p. 100 et filtré. Nous avons ensuite expérimenté sur l'amidon de Riz et le saccharose.

(1) Le signe + indiquera que les expériences ont été positives; le signe — indiquera qu'elles ont été négatives, et enfin le double signe ++, qu'elles ont été très concluantes.

(2) Le flacon 3 avait d'abord été porté à 75°.

FLACONS.	CORPS EN EXPÉRIENCE.	TEMPÉRATURE.	SUCRES réducteurs en dextrose après 48 heures.
1	Empoi d'amidon de Riz ...	40°	0gr,110
2	id.	25°	0gr,035
3	10 c. cubes de saccharose..	40°	0gr,090

Expérience IV. — Dans cette expérience, nous avons employé le liquide provenant du lavage du cæcum d'un Dindon fistulé expérimentalement. Nous avons fait sur ce liquide deux séries d'expériences dans les mêmes conditions et les résultats consignés dans le tableau suivant sont la moyenne de ces deux expériences.

FLACONS.	CORPS EN EXPÉRIENCE.	TEMPÉRATURE.	SUCRES réducteurs en dextrose après 48 heures.
1	Empois d'amidon de fécule à 1 p. 100..............	40°	0gr,30
2	id.	26°	0gr,041
3	id.	0 à 4°	—
4	Saccharose...............	40°	0gr,06
5	Glycogène,...............	40°	—
6	Inuline à 2 p. 100.........	40°	—

Remarque. — Des expériences qui précèdent on pourrait d'ores et déjà conclure à l'existence d'une diastase hydrolysant l'amidon et intervertissant le sucre de canne. Mais dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placés, il était impossible de se mettre à l'abri des sécrétions des microorganismes de la région interne de l'organe. Un examen microscopique du suc cæcal du Canard nous avait, en effet, permis d'y reconnaître des filaments mycéliens. Nous avons alors complété ces recherches en nous servant du produit de macération des cæcums. A cet effet, nous nous sommes servis du cæcum non fistulé d'un Canard bien portant dont on a détaché le cæcum quatre heures après que l'animal a eu ingéré un repas copieux, c'est-à-

dire au moment où nous étions en droit de penser qu'il était en pleine digestion.

EXPÉRIENCE V. — Quatre heures après le repas, le cæcum est enlevé ; puis, en pressant avec les doigts, on évacue une partie des matières fécales qu'il renferme. On procède ensuite à un premier lavage en injectant de l'eau distillée.

Ceci fait, le cæcum est fendu suivant une directrice, étalé et maintenu par des épingles sur une plaque de liège : on lave alors avec une pipette trempée dans de l'eau fluorée à 2 p. 100. Lorsque la surface de l'organe est débarrassée de toute matière suspecte, on découpe ce dernier en menus morceaux que l'on écrase dans un mortier. On délaye la pulpe obtenue dans l'eau fluorée à 2 p. 100, on laisse macérer deux heures, on filtre sur étamine et on distribue le produit obtenu par fraction de 5 centimètres cubes dans quatre flacons qui contiennent déjà 50 centimètres cubes d'empois d'amidon à 1 p. 100 et de solution de saccharose au même titre.

FLACONS.	CORPS EN EXPÉRIENCES.	TEMPÉRATURE.	FEHLING après 24 heures.	SUCRES réducteurs en dextrose apr. 24 heures.
1	Empois d'amidon de Blé....	40°	+	0gr,095
2	Empois d'amidon de Riz....	40°	—	0gr,047
3	Empois d'amidon de fécule..	40°	?	0gr,040
4	Saccharose................	40°	+	0gr,061

A ces expériences *in vitro*, nous avons ajouté deux expériences *in vivo* qui n'ont pas modifié les conclusions précédentes.

Dans le premier cas, nous avons injecté dans le cæcum d'un Canard vivant 3cm,5 d'empois d'amidon à 1 p. 100 et replacé ensuite le cæcum dans la cavité abdominale où il est maintenu pendant trois heures. Mais, malgré toutes les précautions prises, nous avons constaté à l'ouverture du

cæcum que ce dernier contenait du sang en abondance. Cette expérience est donc à rejeter.

Dans le second cas, on a enlevé le cæcum et on y a injecté 7 centimètres cubes d'empois d'amidon à 1 p. 100. Le cæcum ainsi préparé a été plongé dans une solution physiologique de sel marin stérile et maintenu à l'étuve à 40° pendant vingt-trois heures. A l'ouverture on a retiré un liquide brunâtre qui, après défécation par l'acétate de plomb et filtration a donné avec le Fehling une réduction absolument nette alors que le liquide ambiant a été négatif au même essai.

Action sur la cellulose. — On a mis pendant cinq jours dans une étuve à 40° des fragments de papier Berzélius et de coton, dans un flacon contenant 5 centimètres cubes de suc cæcal. Nous n'avons pas constaté la moindre action.

Conclusion. — Le suc cæcal des Oiseaux contient un ferment hydrolysant l'amidon et saccharifiant le sucre de canne. Il est sans action sur le glycogène, l'inuline et la cellulose. Cette diastase agit à une température optima de 40 à 41° ; son action s'exerce encore de 23 à 27°, mais est sans effet à 4°. En outre, cette action est très lente et semble favorisée chez l'animal par la présence de nombreux micro-organismes qui résident dans cet organe. L'existence de cette symbiose particulière est mise en évidence par les résultats de notre seconde expérience *in vivo* (1).

B. — *Action sur les albuminoïdes.*

On trouve dans le suc cæcal une présure et un ferment protéolytique.

Existence d'une présure. — Ayant mis dans un tube 5 centimètres cubes de liqueur diastasique, en contact avec

(1) Tous les dosages ont été faits au moyen d'une liqueur de Fehling, formule Pasteur modifiée par Chapelle, en appliquant la méthode indirecte de Lehmann modifiée par Maquenne. — Cf. Ph. Chapelle, *Étude du pouvoir réducteur de quelques sucres*. Thèse de Paris, 1899, p. 130. — L. Maquenne, *Bull. du Mus. d'Hist. natur.*, 1898, p. 295-297.

10 centimètres cubes de lait préalablement bouilli et chloroformé, on observe, après un temps variable, entre six et sept heures, un commencement de coagulation. Celle-ci est complète en huit heures. La désagrégation du caillot est rapide : elle se manifeste après dix heures de contact et commence par la partie supérieure.

Si on examine après dix-huit heures, on observe alors à la partie inférieure un culot de caséine coagulée, adhérent aux parois, recouvert de lacto-sérum dans lequel nagent complètement libres ou adhérents à l'un des côtés du tube, des morceaux volumineux de caséine en voie de désagrégation.

Ces phénomènes ont lieu à l'étuve à 40°, mais à la température de 17 à 20°, la coagulation est beaucoup plus lente. Ce n'est environ qu'après dix-huit heures qu'on observe la caséification du lait. Ici, le caillot ne forme pas, comme dans le premier cas, un bloc compact, mais une sorte de gelée tremblotante dont le sérum se sépare difficilement. Il semble bien qu'on a à faire plutôt à une agglutination qu'à une coagulation véritable.

Étude de la protéase. — Pour la recherche d'un ferment protéolytique dans les cæcums, nous avons préparé un extrait diastasique en opérant comme il a été déjà indiqué plus haut, en remplaçant toutefois l'eau fluorée par l'eau chloroformée à saturation. L'extrait a été préparé de telle sorte que 20 centimètres cubes correspondaient à 1 gramme de tissu glandulaire. Le tout a été placé à l'étuve à 38° pendant vingt-quatre heures.

Action sur la caséine. — Les premières recherches furent effectuées sur de la caséine fraîchement préparée et dissoute dans l'eau de chaux à 2 p. 100.

Expérience I. — Dans une première série de recherches, nous nous sommes préoccupés de bien fixer les conditions d'activité de la diastase. Trois flacons A, B, C, reçoivent chacun 10 centimètres cubes de la solution de caséine neutralisée par HCl, et 5 centimètres cubes de l'extrait diastasique.

Chaque flacon est ensuite additionné de quelques gouttes de chloroforme et l'on fait varier la réaction du milieu, de l'alcalinité à l'acidité à la phénolphtaléine. On a :

A — 1^{cc} sol. $\frac{N}{10}$ NaOH.

B — neutre à la phénolphtaléine.

C — acide 1^{cc} sol. $\frac{N}{10}$.

Les trois flacons sont ensuite placés à l'étuve à 40°.

Des prises effectuées à intervalles égaux ont donné les résultats suivants :

En A, après douze heures, le liquide n'a pas changé d'aspect et seulement quelques grumeaux minimes de caséine sont collés à la surface du flacon. — Après vingt-quatre heures, le volume de ces grumeaux semble être augmenté, mais l'opalescence de la solution n'a pas varié d'une façon appréciable. — Après quarante-huit heures, les choses sont dans le même état. — Après soixante-douze heures, la caséine est coagulée au fond du flacon en une couche épaisse, continue, recouverte d'un liquide lactescent.

En B, après douze heures, aucun changement. — Après vingt-quatre heures, le liquide se sépare en deux couches : la couche supérieure opalescente, la couche inférieure constituée par un précipité finement granuleux. — Après quarante-huit heures, la coloration du liquide supérieur est légèrement jaunâtre : elle s'accentue peu à peu en même temps que le liquide s'éclaircit et que le précipité se dissout.

En C, après vingt-quatre heures, les choses sont dans le même état qu'en B, après quarante-huit heures. Au bout de ce temps, la solution est jaune et des grumeaux épais de caséine flottent à la surface du liquide. — Au bout de soixante-douze heures, aucun changement appréciable. — Après soixante-douze heures, on additionne chaque essai de quelques gouttes d'aldéhyde formique : on porte à 100° et on filtre. Sur le filtrat les réactifs ont donné les résultats suivants :

FLACONS.	SULFATE D'AMMONIAQUE.	AzO^3H.	BIURET.
1	Léger précipité d'albumoses...............	Précipité abondant.	—
2	Précipité abondant d'albumoses...........	—	++
3	Précipité abondant d'albumoses...........	—	+

Expérience II. — Une nouvelle série d'expériences a été alors instituée sur des solutions de caséine à 2 p. 100 dans l'eau de chaux et dont le titre a varié en proportions infimes. Nous avons de plus opéré ici sur deux séries parallèles : une première série recevant du liquide diastasique tel que nous l'avons préparé : une seconde recevant du même extrait chauffé préalablement à 75° et filtré à la bougie. Après quatre jours de digestion à l'étuve à 40°, nous avons procédé à la détermination quantitative de l'azote non digéré, en employant la méthode de Beckmann consistant à insolubiliser les albuminoïdes non digérées en portant à sec le liquide qui le contient, après avoir ajouté de l'aldéhyde formique. On effectue ainsi la séparation des produits de digestion. Le dosage est fait par la méthode de Kjeldahl.

FLACONS.	RÉACTION DU LIQUIDE EN DIGESTION.	AZOTE (EN MILLIGRAMMES) insolubilisable après 4 jours de digestion à 40°.			
		DIASTASE ACTIVE.		DIASTASE CHAUFFÉE.	
		Avant.	Après.	Avant.	Après.
1	Neutre à la phénolphtaléine.	39,4	8,6	38,3	26,37
2	$\frac{5}{10}$ c. c. NaOH $\frac{N}{10}$............	39,81	14,23	39,6	29,431
3	$\frac{5}{10}$ c. c. HCl $\frac{N}{10}$.............	39	9,3	39,2	27,1
4	1 c. c. HCl $\frac{N}{10}$...............	38,7	16,3	37,9	33,4
5	2^{cc},8 HCl $\frac{N}{10}$............... (A ce stade la caséine est précipitée).	37	22,1	37,8	30,8

Expérience III. — Nous opérons ici à 38° avec de la diastase active en présence de chloroforme. Cette expérience confirme les résultats précédents.

FLACONS.	RÉACTION DU LIQUIDE EN DIGESTION.	AZOTE INSOLUBILISABLE APRÈS 4 JOURS.	
		Avant.	Après.
1	Neutre à la phénolphtaléine...	37,21	7,384
2	$\frac{3}{10}$ NaOH $\frac{N}{10}$..................	37,142	12,26
2	$\frac{3}{10}$ HCl $\frac{N}{10}$....................	38,1	14,131

Action sur l'albumine. — 1° Albumine cuite. — Le liquide diastasique mis en contact avec de petits cubes d'albumine cuite, n'a pas paru exercer sur celle-ci une action digestive manifeste, après avoir séjourné quatre jours à l'étuve à la température de 40°. Toutefois, quelques-uns des cubes d'albumine présentent leurs angles légèrement arrondis et sur les surfaces on observe quelques érosions en sillon.

Le liquide filtré ne donne, au bout de ce temps aucune trace de Biuret et, avec le sulfate d'ammoniaque, nous n'obtenons qu'un précipité insignifiant d'albumoses.

La méthode de Mette ne nous a pas donné de meilleurs résultats. Des tubes d'albumine de 10 millimètres de longueur sur 2 millimètres de diamètre interne, mis en contact avec le liquide diastasique, n'ont pas présenté de digestion d'albumine. Toutefois, quelques tubes offrent à la surface en contact une concavité résultant de l'albumine dissoute; mais le plus grand nombre reste intact.

2° Albumine crue. — On opère sur de l'albumine d'œuf, diluée dans deux fois son volume d'eau et filtrée au papier. Des pipettes remplies de la solution limpide obtenue et additionnées de liquide diastasique à dose variable nous ont permis d'observer la coagulation de l'albumine en un temps qui est fonction de la teneur en diastase. Les pipettes sont

portées à l'étuve à 40° et nous avons pu faire les observations suivantes :

1/2^{cc}	albumine	+ 8	gouttes de liquide diastasique	coagule en	30	heures.
2/3^{cc}	—	+	—	—	30	—
1^{cc}	—	+	—	—	20	—
1^{cc}	—	+ 16	—	—	8	—
1/2^{cc}	—	+	—	—	2	—

Le liquide diastasique dont nous nous sommes servis provenant d'une macération portée pendant trois jours à 60° et une demi-heure par jour.

Action sur les albumines du sang. — Nous avons utilisé le sérum de chien dilué au cinquième. Dans trois flacons d'Erlenmeyer A, B, C, on mélange 20 centimètres cubes de la dilution de sérum et 5 centimètres cubes de l'extrait diastasique. La réaction de ces essais varie par addition de HCl $\frac{N}{10}$ ou de NaOH $\frac{N}{10}$ de l'alcalinité à l'acidité au tournesol. On porte les essais à l'étuve à 40° pendant quatre jours. Durant tout ce temps, aucune trace de coagulation n'apparaît. Seul, toutefois, l'essai qui répond à la neutralité au tournesol présente le quatrième jour un léger précipité granuleux On additionne alors chacun des tubes de quelques gouttes d'aldéhyde formique et on évapore à dessiccation à 105-108°. Le résidu repris par l'eau bouillante et acidulé par l'acide acétique, et additionné d'acétate de soude et Fe^2Cl^6 ayant ainsi éliminé les albumines, nous divisons la liqueur en trois parties sur lesquelles nous essayons les réactions suivantes :

LACONS.	RÉACTION.	BIURET.	ACIDE PHOSPHO-TUNGSTIQUE.	TYROSINASE (1).	EAU DE B ROME
A	Alcaline.	+	Léger pricipité.	+	+
B..	Neutre.	Douteux	Louche.	—	—
C.........	Acide.	—	—	—	—

(1) La tyrosinase a été fournie à l'un de nous par M. Bourquelot : nous lui en adressons nos remerciements.

Action sur la fibrine. — Cinq grammes de fibrine de Porc portée préalablement à 58° pendant deux heures (1) ont été mis en contact avec 10 centimètres cubes de macération diastasique et nous avons fait deux essais l'un à 40°, l'autre à 10°.

Pendant les trois premiers jours, l'essai à 40° a présenté un léger gonflement de la fibrine : le quatrième jour seulement, on constate un commencement de dissolution. Le septième jour, la fibrine est entièrement dissoute.

L'essai à 18° n'a pas varié. Nous remettons alors ce dernier à l'étuve et le lendemain, la plus grande partie de la fibrine est en dissolution. On retire alors le flacon de l'étuve et nous essayons la réaction de la tyrosinase et de l'eau de brome (2). Ces deux réactions sont extrêmement nettes. Avec le Biuret, nous n'avons pu obtenir que des réactions douteuses.

Mais l'un des résultats les plus importants s'obtient à la suite d'un séjour prolongé à l'étuve. En laissant, en effet, en contact pendant plus d'un mois 15 centimètres cubes de solution de fibrine dans le fluorure de sodium à 2 p. 100 et 5 centimètres cubes de la macération diastasique des cæcums du Canard, dans une étuve à 37-40° (Procédé d'Arthus), nous avons constaté au bout de ce temps de nombreux sphérocristaux de tyrosine et des cristaux de leucine.

C. — *Action sur les graisses.*

Nous n'avons jamais obtenu la moindre action du suc cæcal sur les matières grasses.

Conclusion. — De notre étude sur les albuminoïdes, nous devons conclure à l'existence dans le suc cæcal d'un ferment protéolytique que la réaction de l'eau de brome nous permet de rapprocher de la trypsine des Mammifères. Cette cæcodiastase possède son maximum d'activité en milieu neutre.

(1) La fibrine est ainsi débarrassée des extraits diastasiques qu'elle entraîne du sang. — Delezenne *in* Mesnil, *Digestion intracellulaire des Actinies* (Ann. Inst. Pasteur, 25 mai 1901).

(2) Harley, Thèse de doctorat en pharmacie p. 79-90. Paris, 1900.

Une faible acidité ou une faible alcalinité de milieu ne l'empêchent ni ne la favorisent. La température optima varie entre 38 et 41°. A température plus basse, l'action digestive est considérablement affaiblie et à la température ordinaire de 18°, elle semble complètement nulle. Cette même action est affaiblie mais non détruite à 75°.

Si nous considérons la gamme des milieux à réactions différentes, telle que l'a établie Mesnil (1), nous voyons que l'activité de notre protéase se trouve juste au milieu c'est-à-dire à la neutralité au tournesol. Elle se placerait donc entre la pepsine et la trypsine des Mammifères et, chose curieuse, au voisinage immédiat de l'actinodiastase (2).

A la suite des observations de Pawlow, nous nous sommes demandés si le suc cæcal n'exerçait pas une certaine action sur les ferments pancréatiques ; mais dans les conditions spéciales où nous nous sommes placés, il est à peu près impossible d'admettre pour les cæcums des Oiseaux, la théorie de l'*entérokinase*.

§ 5. — Modifications dues à l'alimentation.

Il paraîtrait assez naturel d'attribuer à l'influence du régime les différences plus ou moins considérables constatées dans le développement de cæcums. Partant de ce fait qu'en général chez les Carnivores les intestins sont courts, au lieu qu'il sont relativement longs chez les Herbivores, les zoologistes qui se sont occupés des cæcums des Oiseaux ont cru pouvoir admettre que les différences constatées dans ces organes tenaient exclusivement à l'alimentation. Pour eux, les Oiseaux se nourrissant de proies avaient des cæcums très petits, tandis que ceux qui vivaient d'herbes et de graines

(1) Mesnil, *loc. cit.*

(2) Ce paragraphe était complètement rédigé quand j'ai pris connaissance d'une note de H. Mouton sur la diastase intracellulaire des Amibes. Il constate également que son activité s'exerce dans les mêmes conditions de milieu que la diastase des Actinies de Mesnil (*C. R. Société biol.*, 27 juillet 1901).

les avaient bien développés. Tel a été, du moins, le sentiment de Buffon, de Tiedemann et Gmelin, de Carus, de Siebold et Stannius, de Meckel. En réalité, si une telle interprétation paraît acceptable dans de nombreux cas, il faut bien avouer qu'un certain nombre d'exceptions en atténue quelque peu la valeur. Ainsi, parmi les Oiseaux de proie, comment expliquer que les Rapaces nocturnes ont des cæcums bien développés, alors qu'ils sont rudimentaires chez les Rapaces diurnes? Et de même, parmi les granivores dont quelques-uns ont des cæcums fort longs, comment se fait-il que le Pigeon domestique les ait si courts?

J'ai alors imaginé une série d'expériences consistant à soumettre à un régime exclusivement carnivore quelques types à cæcums bien développés.

J'ai, du reste, été précédé dans cette voie par un certain nombre d'observateurs dont je crois utile de résumer les recherches.

Vassilief a soumis alternativement à un régime de viande, puis à un régime de lait et de pain des chiens qui avaient une fistule pancréatique et il a observé que l'influence de l'alimentation retentissait sur la sécrétion du pancréas. Il constate, en effet, qu'avec un régime carné, la quantité de trypsine augmente tandis que diminue la quantité d'amylase. Avec un régime de pain et de lait il remarque l'effet contraire.

Dubourg a montré que l'amylase et la maltase très actives chez les herbivores soumis au régime de féculents, diminuaient notablement dans le sang, le foie, les reins et l'urine des animaux soumis pendant longtemps à un régime herbacé.

Portier et Bierry nourrissent pendant quinze jours de jeunes Canards avec une bouillie de son et de lactose. Au bout d'un temps si court, ils n'obtiennent pas de production de lactase. Ils se décident alors à prolonger leur expérience et, au bout de vingt-cinq jours, ils ont pu, en faisant agir une macération d'intestin grêle sur une solution de lactose,

obtenir des cristaux de lactosazone, après traitement par l'acétate de phénylhydrazine.

Quant à moi, je me suis adressé à des Poulets qui, aussitôt après l'éclosion, étaient divisés en deux lots. Les uns, nourris d'abord à la pâtée étaient peu à peu habitués au régime ordinaire de la basse-cour, les autres, au contraire, ne recevaient que de la viande. Après de nombreux insuccès, j'ai pu enfin accoutumer ces derniers à ce régime. Durant les premiers jours la différence ne paraît pas considérable entre les cæcums des uns et des autres : toutefois, si on veut bien tenir compte que les Poulets nourris à la viande augmentent rapidement de poids et que, par conséquent, le développement des organes et en particulier de l'intestin est plus rapide que chez les Poulets nourris à la pâtée, on remarque que leurs cæcums ne se sont pas également allongés ; car le rapport de leur longueur à celle de l'intestin est plus faible que chez les Poulets témoins. On peut donc conclure que toutes proportions gardées, leurs cæcums se sont moins développés.

Au bout du quatre-vingt-sixième jour, l'un des Poulets nourris à la viande pesait 350 grammes ; son intestin mesurait 1^{m},25 et ses cæcums 11 centimètres. Le Poulet témoin, nourri à la pâtée, ne pesait que 155 grammes ; son intestin avait une longueur de 85 centimètres, et ses cæcums une longueur de 9 centimètres. Ici encore, comme dans le cas précédent, les cæcums du Poulet nourri à la viande se sont proportionnellement moins allongés que ceux du Poulet témoin ; en effet, le rapport de leur longueur à celle de l'intestin n'est que de 1/11, tandis qu'il est de 1/9 chez l'autre Poulet.

Enfin, chez un Poulet âgé de cent quarante-neuf jours, dont le poids atteint 775 grammes et qui a toujours été soumis au régime carné, j'ai pu observer que l'intestin mesurait 1^{m},65 et les cæcums 14 centimètres. Ici encore, le rapport de la longueur de ces organes à celle de l'intestin, atteint à peu près 1/11. En outre, ils ont un calibre très petit, des

tuniques minces, et, à leur intérieur, les résidus alimentaires ne pénètrent qu'en faible quantité.

Il semble donc que l'on puisse conclure à une certaine action du régime alimentaire sur le développement des cæcums ; mais cette action est lente, et il est probable qu'elle ne se manifeste d'une façon bien nette qu'au bout de plusieurs générations.

Mais un résultat assez imprévu pour moi a été l'action exercée sur les diastases cæcales, à la suite des modifications apportées dans le régime alimentaire. A cet égard, une série d'expériences entreprises avec L. Launoy sur un Poulet nourri à la viande, nous ont permis de noter quelques faits de nature à éclairer la physiologie générale des cæcums. Le Poulet dont nous nous sommes servis était âgé de cent quarante-neuf jours ; ses cæcums ont été prélevés et on en a ensuite fait une macération dans les mêmes conditions d'antisepsie que celles qui ont été indiquées dans le paragraphe précédent. On a alors établi les expériences suivantes :

Expérience I. — On fait agir sur l'empois d'amidon de Blé, dans les mêmes conditions que dans les expériences relatées au paragraphe précédent, la macération fluorée des appendices cæcaux. Or, dans aucun cas, même après huit jours d'étuve à 40°, on ne constate la présence de sucres réducteurs dans les empois en digestion.

Il y a là un fait intéressant qu'on peut rapprocher des expériences de Portier et Bierry. Eux voient apparaître, sous l'influence du régime, l'existence d'une lactase dans l'intestin grêle de Poulets nourris avec de la lactose. Ici, au contraire, sous l'influence du régime, on constate la disparition de l'amylase.

Expérience II. — Avec le saccharose, il y a une inversion évidente, aussi bien à 40° qu'à 21.

Expérience III. — En prenant 10 centimètres cubes de la macération cæcale dans l'eau chloroformée et en les mettant en contact avec 5 grammes de fibrine de Porc, on constate la présence d'un ferment protéolytique beaucoup plus

actif que dans les expériences antérieures. C'est ainsi que la même quantité de fibrine a été digérée en cinq jours au lieu de huit, à la température de 40°.

EXPÉRIENCE IV. — Sur les graisses, la macération cæcale n'a donné que des résultats négatifs.

Conclusion. — De l'ensemble de ces expériences et surtout à la suite des expériences I et III, on peut conclure que les modifications apportées dans la nourriture retentissent sur la production des diastases cæcales et que celles-ci sont, en réalité, fonction du régime alimentaire (1).

§ 6. — Lésions provoquées par la ligature des cæcums.

Les recherches entreprises au cours de ces dernières années sur la pathogénie de l'appendicite, et plus spécialement certaines hypothèses émises en France sur la production et le développement de cette infection m'ont engagé à pratiquer la ligature des cæcums chez certains animaux. Je n'ai aucun renseignement nouveau à donner sur la technique opératoire ; en effet, la ligature est posée comme il a été indiqué précédemment à propos de la fistule cæcale.

Je pensais qu'on pourrait provoquer ainsi une infection péritonéale à laquelle l'animal devait rapidement succomber, et j'estimais qu'il y aurait un certain intérêt à étudier les lésions histologiques déterminées dans les cæcums. A cet effet, je me suis livré à une double expérience.

EXPÉRIENCE I. — Sur un Canard du poids de 1 475 grammes, et dont la température rectale s'élève à 41°,5, je pratique la ligature du cæcum droit à la distance de $0^{m},02$ de l'intestin, et tous les jours, je prends son poids et sa température, à vingt-quatre heures d'intervalle.

(1) Mon travail était complètement terminé quand G. Weiss a publié une note sur les modifications subies par les organes de la digestion à la suite du régime alimentaire. Bien qu'il ne se soit pas occupé des modifications diastasiques, j'ai cru devoir signaler ses recherches (*C. R. Soc. biol.*, 26 octobre 1901).

JOURS.	POIDS.	TEMPÉRATURE.
1er jour	1410 grammes.	40°,8
2e —	1450 —	40°,4
3e —	1442 —	40°,9
4e —	1450 —	40°,6
5e —	1430 —	40°,6
6e —	1420 —	40°,9
7e —	1465 —	40°,6
8e —	1480 —	41°,6
9e —	1490 —	41°,9
10e —	1490 —	41°,8
11e —	1505 —	41°,5
12e —	1485 —	41°,6
13e —	1492 —	41°,5
14e —	1532 —	41°,7

Durant les sept premiers jours, l'animal présente un certain abattement ; il est atteint de diarrhée et sa température a sensiblement baissé ; mais à partir du huitième jour, les signes extérieurs de santé sont revenus, et sa température est remontée à l'état normal. Le quatorzième jour, l'animal est sacrifié, et, à l'autopsie, on constate que la ligature a cédé, mais que, toutefois, il s'est produit une péritonite enkystée, comme en témoignent les nombreuses adhérences du cæcum avec les organes voisins. Le cæcum est ensuite ouvert, et dans la portion ligaturée, on peut observer un développement exagéré du tissu musculaire. Un examen histologique me permet d'établir que, si on le compare avec le tissu musculaire prélevé au même niveau dans le cæcum gauche, on a le rapport 100 : 35. Peut-être, y a-t-il eu là un procédé mis en œuvre par la défense de l'organisme pour arriver à supprimer la ligature qui avait été posée.

Quoi qu'il en soit, cette expérience met nettement en évidence la résistance opposée par le Canard au développement de la péritonite. Bien que le cæcum soit resté ligaturé pendant plusieurs jours, ainsi qu'en témoigne la trace qu'il présente, l'infection est restée localisée au voisinage immé-

diat de la portion close artificiellement, et les adhérences signalées plus haut en ont rapidement limité le foyer.

Expérience II. — Elle a encore été faite sur un Canard dont les deux cæcums ont été fortement ligaturés au ras de l'intestin. On observe d'abord les mêmes variations de température et de poids que dans l'expérience précédente. L'animal est sacrifié le dixième jour, et, à l'ouverture de l'abdomen, on tombe sur des adhérences multiples. Celles-ci agglutinent en une énorme masse la plupart des viscères abdominaux, à l'exclusion des reins, des capsules surrénales et de l'ovaire. Le foie, la rate, l'intestin et une partie du gésier forment un bloc solide réuni à la paroi ventrale par des brides fibreuses s'étendant sur une surface mesurant environ 12 centimètres carrés. Le dégagement des anses intestinales est des plus malaisés ; on arrive seulement à dégager les portions extrêmes. Le cæcum gauche communique par une fistule avec l'intestin. Le droit est dilaté, complètement isolé du tube digestif par la ligature et gonflé de gaz et d'une matière noirâtre non fétide. Son diamètre mesure près de 2 centimètres. Quant à sa paroi, elle est, dans ce cas, très sensiblement amincie.

Le feuillet pariétal du péritoine est parfaitement sain, sans trace aucune de péritonite. Celle-ci est étroitement localisée dans la masse décrite ci-dessus.

Devant les résultats négatifs fournis par les deux expériences précédentes, je n'ai pas cru utile de poursuivre plus loin mes recherches dans cette voie. Je puis cependant en conclure que, contrairement à ce qu'on aurait pu en inférer *a priori*, il ne s'est pas produit, dans ces conditions, de péritonite suraiguë (vase clos), et le seul fait qu'on en puisse dégager est la résistance remarquable des Oiseaux à l'infection.

TROISIÈME PARTIE

EMBRYOLOGIE

§ 1. — Considérations générales sur l'embryologie des cæcums.

Après avoir examiné les cæcums au triple point de vue de l'anatomie macroscopique, de l'histologie et de la physiologie, il m'a paru nécessaire d'en faire l'étude embryologique. Bien des questions peuvent se poser à cet égard ; car, depuis le moment où l'œuf est mis en incubation jusqu'au jour de l'éclosion, de nombreuses transformations s'accomplissent dans le tube digestif. Mais, si on a décrit avec minutie le processus d'après lequel ont été formées certaines glandes annexes, telles que le foie et le pancréas, on chercherait vainement la moindre ligne relative aux stades embryologiques des appendices cæcaux.

L'absolue nécessité d'avoir constamment sous la main de nombreux matériaux d'étude, toujours faciles à se procurer et à mettre en observation, m'a décidé à faire porter mes recherches sur l'embryon du Poulet, dont j'ai pu suivre le progrès jour par jour. En guise de couveuse, je me suis servi d'une simple étuve dont la température a été portée et maintenue à 40°. Les œufs destinés à l'incubation y sont tous placés au même moment et, en prenant la précaution de les retourner matin et soir, je dois déclarer que, malgré quelques insuccès dus plutôt à la mauvaise qualité des œufs, les résultats obtenus m'ont généralement donné pleine satisfaction. J'ajouterai que j'ai mis un certain scrupule à tenir compte de l'heure précise où les œufs avaient été mis

en incubation, de telle façon qu'en prélevant exactement un œuf chaque vingt-quatre heures, j'ai pu suivre jour par jour, durant les vingt et un jours d'incubation, l'ensemble des phases par lesquelles ont passé les cæcums.

La première question que je me suis posée à leur égard est relative à la date de leur apparition et à leur développement. Je me suis ensuite demandé comment se forment leurs différents tissus et quel jour on les voit apparaître.

C'est le résultat des observations relatives à ces questions que je me propose de consigner dans les paragraphes qui vont suivre.

§ 2. — Apparition et développement des cæcums.

Dans son remarquable Atlas d'embryologie, Mathias Duval semble insinuer que ce n'est qu'au cinquième jour que les appendices cæcaux commencent à apparaître à l'origine de l'intestin postérieur, sous la forme d'un léger renflement bilatéral. Aussi, n'est-ce qu'à ce stade de développement embryologique du Poulet qu'il les représente dans les figures 617, 618 et 619 de la planche XXXIX.

En réalité, si on examine avec soin la portion terminale de l'intestin du Poulet à son quatrième jour d'incubation, on aperçoit déjà deux petits bourgeons latéraux qui sont comme l'ébauche des deux cæcums.

Ce n'est pas sans une certaine difficulté qu'on peut mener à bonne fin des dissections aussi délicates que celles pratiquées sur des embryons de Poulet âgés seulement de quelques heures : aussi, m'a-t-il paru utile d'indiquer en quelques lignes, la technique qui m'a donné les meilleurs résultats.

La coquille une fois brisée en deux, son contenu — dont on laisse lentement échapper le jaune et la portion du blanc extérieure à l'embryon, en maintenant rapprochées les deux valves — est abandonné pendant vingt-quatre heures dans une solution saturée d'acide picrique qui donnera une certaine consistance à cet ensemble de tissus encore bien

fragiles, les rendra plus résistants et en facilitera ainsi la dissection. Celle-ci doit être faite dans un liquide fixateur; car en la pratiquant sous l'eau, on risque fort de voir les tissus se désagréger. A ce point de vue, l'alcool à 70° offre certains avantages, surtout si on se propose de faire des coupes histologiques. En effet, l'alcool à 70° étant le premier terme de la série des alcools où les pièces destinées à l'histologie doivent être plongées, on pourra de suite, après dissection, mettre les fragments prélevés dans l'alcool à 90°.

C'est à la faveur d'une pareille technique que j'ai pu apercevoir l'ébauche des deux appendices cæcaux chez le Poulet de quatre jours. A ce stade, le tube intestinal est en ligne droite et n'a qu'une longueur de 5 millimètres: or, c'est à moitié trajet de sa longueur, c'est-à-dire entre le canal omphalo-mésentérique et le bourgeon allantoïdien, séparés l'un de l'autre d'une distance de 3 millimètres, que l'on peut remarquer à l'aide d'une bonne loupe, les deux petites papilles cæcales qui indiquent l'origine de l'intestin terminal. Au moyen des coupes en séries, j'ai pu me rendre compte que ces papilles, creuses à l'intérieur, ne sont que de simples diverticules du tube intestinal.

Au cinquième jour, l'intestin est encore en ligne droite et les deux appendices, bien que situés à moitié trajet de sa longueur, paraissent toutefois se rapprocher du canal omphalo-mésentérique. Ils sont déjà visibles à l'œil nu et forment deux petits bourgeons latéraux d'une longueur d'un millimètre.

A partir du sixième jour, l'intestin commence à se courber et décrit déjà deux anses: l'une antérieure, située près de l'estomac, est l'anse duodénale: l'autre postérieure, plus prononcée en avant, qui fait suite à la première et qui donnera les circonvolutions de l'intestin grêle, se termine à la région des appendices cæcaux. Ceux-ci d'une longueur de 2 millimètres, sont légèrement renflés à leur portion terminale et sont à peu près accolés à l'intestin, ou du moins forment avec ce dernier un angle très aigu.

Au septième jour, les cæcums atteignent 4 millimètres. Leur forme paraît cylindrique avec, cependant, un léger renflement à la portion terminale. Ils sont presque accolés au tube intestinal, mais n'y sont pas encore reliés par des feuillets du péritoine. Ils ont, en outre, même calibre que la portion intestinale qu'ils accompagnent.

L'accroissement des cæcums pendant les vingt-quatre heures qui suivent est peu considérable. Je ne leur ai, en effet, trouvé que 5 millimètres au huitième jour : leur forme est cylindrique. Mais ce que l'on peut observer très nettement, c'est qu'au lieu de s'écarter de l'intestin, ils ont une tendance à s'enrouler autour de ce dernier auquel, du reste, ils sont réunis pour la première fois par des filaments issus du péritoine. En outre, comme la portion initiale de l'intestin terminal dans laquelle ils débouchent est située plus avant que la branche de l'anse qu'ils accompagnent, ils se recourbent et leur région proximale se trouve rapprochée de l'estomac, tandis que leur extrémité se dirige vers la portion terminale de l'intestin. Les cæcums occuperont cette position générale tout le temps que durera l'incubation, c'est-à-dire jusqu'au vingt et unième jour. A partir de ce moment, on les verra se redresser et reprendre progressivement la position qu'on observe habituellement chez l'adulte.

Au neuvième jour les cæcums conservent encore leur forme cylindrique et présentent une longueur de 6 millimètres. Ils sont accolés l'un à l'autre et réunis au tube digestif par des feuillets du péritoine. En outre, au lieu de s'enrouler autour de l'intestin comme précédemment, ils le recouvrent complètement et le dissimulent dans la partie correspondante de leur trajet.

Durant les trois jours qui suivent, les cæcums conservent la même dimension de 6 millimètres; toutefois, si on n'observe pas d'accroissement dans le sens longitudinal, du moins peut-on constater une certaine augmentation dans leur calibre. Déjà le dixième jour on peut remarquer un

léger renflement à la portion terminale. Ce renflement gagne la portion moyenne et proximale, si bien qu'au douzième jour on les retrouve sous une forme cylindrique, avec un diamètre sensiblement égal à 1 millimètre, tandis que la portion intestinale qu'ils recouvrent a un diamètre inférieur et à peine égal à la moitié de celui des cæcums. En outre, ils sont toujours accolés l'un à l'autre, mais commencent cependant à se séparer à leur portion distale qui se recourbe en crosse : faible prélude de leur redressement.

Le treizième jour, l'embryon possède deux cæcums de sept millimètres accolés l'un à l'autre sur une partie de leur trajet ; mais la tendance à la séparation, déjà observée le jour précédent, se manifeste encore davantage à la portion distale. Celle-ci, du reste, présente un léger renflement qui contraste avec l'aspect cylindrique qu'ils ont par ailleurs. En outre, leur calibre est toujours supérieur au calibre intestinal.

Le jour suivant, les cæcums ne présentent pas de caractère particulier, sauf que leur longueur s'est accrue d'un millimètre et que leur diamètre qui atteint un millimètre et demi est à peu près le double du diamètre intestinal.

Mais un progrès sensible s'accomplit du quatorzième au quinzième jour. A la date du quinzième jour, en effet, les cæcums ont 12 millimètres, gagnant ainsi 4 millimètres en vingt-quatre heures. Ils sont toujours accolés l'un à l'autre dans leur portion proximale et reliés par les feuillets du péritoine à la portion d'intestin qu'ils recouvrent. Leur aspect est cylindrique et leur direction, toujours celle des jours précédents.

Le seizième jour, ils atteignent 14 millimètres et déjà nous voyons apparaître une légère différence entre le calibre de la portion proximale et distale : le diamètre de la portion proximale étant sensiblement plus faible sur une longueur de 4 millimètres. En outre, ils se séparent légèrement l'un de l'autre à leur portion proximale et laissent apparaître la région intestinale qu'ils recouvraient précédemment. Ce

jour-là, leur niveau d'insertion est situé à 4 millimètres de l'anus.

Le jour suivant, le calibre du gros intestin qui jusqu'ici était le même que celui de l'intestin grêle, augmente sensiblement à partir de l'origine des cæcums. Ceux-ci ont une longueur de 16 millimètres et débouchent à 1 centimètre de l'anus. Ils ont, en outre, un calibre assez réduit sur une longueur de 4 millimètres, formant ainsi l'ébauche de ce qui constituera le pédicule d'insertion. Dès maintenant ils sont nettement séparés l'un de l'autre et accolés aux faces latérales de l'intestin grêle.

Au dix-huitième jour le gain des cæcums en longueur est de 4 millimètres et leur distance à l'anus est la même que le jour précédent.

Au dix-neuvième jour, ils ont une longueur de 22 millimètres et sont situés à 15 millimètres de l'anus. On peut désormais y remarquer deux régions très nettes : une région proximale d'une longueur de 8 millimètres et une région distale dont le calibre est le double de celui de la portion proximale.

En examinant les cæcums le jour suivant, on peut bien se rendre compte que les caractères observés les jours précédents s'accentuent encore davantage. Ils ont une longueur de 24 millimètres et leur distance à l'anus est de 18 millimètres. Le rétrécissement qui affecte la portion proximale porte sur une longueur d'un centimètre : la région terminale de l'intestin grêle se redresse, ce qui fait qu'à ce niveau les cæcums se trouvent en ligne droite avec le gros intestin.

Enfin, l'observation de l'embryon du vingt et unième jour, quelques heures avant l'éclosion, m'a permis de faire les constatations suivantes : les cæcums se sont considérablement allongés et atteignent maintenant 3 centimètres : leur distance à l'anus égale 2 centimètres et demi et le rétrécissement de la région proximale porte désormais sur une longueur de 12 millimètres. Les cæcums se sont redres-

sés sur la majeure partie de leur trajet : ce redressement continuera les jours suivants et, du vingt-huitième au trentième jour, ils acquerront à peu près la position définitive que l'on trouve chez l'adulte

J'aurais pu arrêter là mes observations embryologiques : j'ai cru intéressant, toutefois, de les continuer encore durant quelques jours et voici les remarques que j'ai faites au sujet de leur accroissement en longueur :

JOURS.	LONGUEURS CORRESPONDANTES DES CÆCUMS.
22e jour	3,2 centimètres.
23e —	3,3 —
24e —	3,4 —
25e —	3,6 —
26e —	4,0 —
27e —	4,5 —
28e —	5,0 —
29e —	5,2 —
30e —	5,6 —

§ 3. — Formation des tissus.

C'est au quatrième jour d'incubation que j'ai pu voir se manifester pour la première fois chez le Poulet, l'ébauche des cæcums. C'est donc au quatrième jour qu'il faut remonter quand on veut observer les premiers tissus qui les forment.

Quant à la constitution des tissus définitifs, elle n'a lieu que progressivement et c'est par une série de coupes pratiquées de vingt-quatre heures en vingt-quatre heures à partir du quatrième jour jusqu'au vingt et unième, que j'ai pu me rendre compte de l'ensemble des stades parcourus.

On a vu dans le chapitre consacré à l'histologie des cæcums, que ceux-ci, parvenus à leur complet développement sont constitués par quatre tuniques superposées et qui sont en allant du dedans au dehors :

1° La tunique muqueuse ;
2° La couche réticulée ou sous-muqueuse ;
3° La tunique musculaire.
4° La tunique séreuse.

Cette dernière, constituée par le mésentère, n'est qu'une simple dépendance du péritoine. En réalité elle n'entre que pour très peu dans la constitution intime des cæcums : aussi, peut-on sans inconvénients en négliger l'étude. Du reste, il a été établi dans le paragraphe précédent, qu'elle apparaissait du septième au huitième jour et venait former autour de ces organes, une sorte de revêtement pour les rattacher à l'intestin.

Je ne m'occuperai donc que de trois autres tuniques.

Si on examine au quatrième jour une coupe de l'ébauche des cæcums du Poulet, on n'aperçoit guère que deux éléments : — à l'intérieur, une assise de cellules épithéliales formant l'épithélium de la muqueuse ; — à l'extérieur, un amas de grosses cellules séparées les unes des autres par une substance interstitielle plus ou moins abondante. Les cellules qui constituent l'épithélium de la muqueuse ont un aspect habituellement cylindrique et on les trouve souvent disposées sur deux ou trois couches. Bien que la plupart soient mononucléaires, on peut cependant en observer quelques-unes qui possèdent deux noyaux. Y aurait-il déjà des phénomènes caryocinétiques ? C'est là un point que je ne saurais trancher ; car, malgré l'examen minutieux auquel je me suis livré, je n'ai rencontré nulle part aucun des stades de la caryocinèse cellulaire. Tout ce que l'on peut déclarer, c'est que cette couche est produite par le feuillet interne ou endoderme primordial qui, en se modifiant, constitue l'épithélium du tube digestif. Quant à l'espace vide circonscrit par la muqueuse épithéliale des cæcums, il est difficile d'en observer la moindre trace, car les extrémités libres des cellules sont encore en contact.

Le second tissu qu'on observe au quatrième jour au-dessous de l'épithélium de la muqueuse est formé de cellules tantôt

arrondies ou ovalaires, et tantôt présentant un contour plus ou moins irrégulier : elles sont généralement mononucléaires ; mais il n'est pas rare d'en observer avec deux noyaux. Ces cellules constituent le mésenchyme intestinal et les recherches histologiques nous apprennent qu'elles sont le résultat de la prolifération du mésoderme et tout spécialement de son feuillet interne ou splanchnopleure. C'est à Hertwig tout particulièrement que l'on doit la connaissance des faits précédents, et bien que des travaux antérieurs tels que ceux de Kolliker eussent déjà contribué à élucider cette question, ce sont surtout les observations d'Hertwig qui ont fixé nos idées à ce sujet. Grâce à lui, nous savons désormais que de la splanchnopleure qui, dès les premiers stades de son développement, est formée en partie par des cellules cubiques, et en partie par des cellules cylindriques, se détachent des cellules isolées qui se répandent autour de la muqueuse intestinale, donnant ainsi naissance au mésenchyme intestinal. Celui-ci devient de plus en plus abondant et, plus tard, il donnera naissance au tissu conjonctif (tissu réticulé) et aux fibres musculaires lisses de l'intestin.

Un autre fait intéressant à noter d'après Hertwig, c'est que ces cellules mésenchymateuses peuvent changer de place à la façon des cellules migratrices. L'observation en avait été faite par un bon nombre d'histologistes, et tout particulièrement par Wenkebach, qui déclarait que ces cellules pouvaient se mouvoir librement à l'intérieur de l'embryon à la façon des Amibes.

En faisant, les jours suivants, l'examen histologique des cæcums, on retrouve les caractères qui viennent d'être décrits, et aucun fait nouveau ne se signale à l'attention. Il y a lieu, toutefois, de remarquer que dès le cinquième jour, les cæcums offrent une cavité centrale nettement circulaire ; mais il n'y a pas encore la moindre trace de villosités ou de glandes.

Il faut attendre jusqu'au quatorzième jour pour que des modifications commencent à se produire. Alors, les cellules

de la couche épithéliale de la muqueuse prennent un aspect ellipsoïdal. On y remarque assez souvent deux noyaux, et on peut se rendre compte qu'elles sont déjà le siège de phénomènes caryocinétiques. On voit en outre se dessiner l'ébauche des villosités.

Quant aux cellules de la couche sous-jacente, elles donnent lieu à une double observation qui indique déjà un premier essai de différenciation des tissus. Celles qui sont voisines de la muqueuse sont généralement mononucléaires; elles sont arrondies et plus souvent ovalaires, donnant déjà l'impression du tissu lymphoïde qui constituera plus tard l'un des éléments les plus importants de la sous-muqueuse. Cette assise est entourée d'une couche de cellules mésenchymateuses qui s'allongent en fuseau suivant une direction perpendiculaire à l'axe, et parallèle à la surface externe des cæcums. C'est là l'ébauche du tissu musculaire et sa formation rappelle l'apparition des fibres lisses telle qu'on la constate dans le groupe des Cœlentérés.

Au quinzième jour et les deux jours suivants, les caractères que l'on vient de décrire s'accusent encore davantage et, désormais, les trois tuniques essentielles qui entrent dans la constitution des cæcums se trouvent assez nettement différenciées. Le seul fait nouveau que l'on puisse signaler, c'est que les fibres musculaires qui tout d'abord ne forment qu'un anneau assez mince au milieu du mésenchyme, deviennent de plus en plus nombreuses, et les cellules qui forment la portion périphérique des cæcums se transforment graduellement en tissu contractile.

C'est au dix-huitième jour que les villosités sont définitivement constituées sous la forme de prolongements coniques, légèrement arrondis à leur extrémité. C'est encore au au dix-huitième jour que l'épithélium de la muqueuse s'enfonce dans la sous-muqueuse pour former la première ébauche de quelques organes glandulaires. En outre, on aperçoit très nettement dans le tissu musculaire, les fibres circulaires et les fibres longitudinales

qui forment à la périphérie une couche peu considérable.

Au dix-neuvième jour, l'épithélium de la muqueuse n'est plus constitué que par une seule assise de cellules à forme cylindrique, pourvues d'un noyau volumineux ou même parfois de deux noyaux, et dont la plupart sont le siège de phénomènes caryocinétiques. On observe également des glandes à canal excréteur dont l'extrémité se renfle en acinus. Le tissu lymphoïde diminue d'importance, et le tissu musculaire désormais pourvu de fibres circulaires et de fibres longitudinales est nettement séparé des autres tissus.

Les coupes du vingtième jour ne mériteraient pas de retenir notre attention, si on n'avait à constater la disparition progressive du tissu lymphoïde et désormais, chez le Poulet, ce tissu sera peu développé.

L'examen histologique des coupes pratiquées à différents niveaux des cæcums le vingtième jour, permet d'observer :

1° Une muqueuse dont le revêtement épithélial est constitué par une ou deux assises de cellules allongées et souvent polynucléaires

2° Une sous-muqueuse peu développée chez le Poulet, contrairement à ce qu'on observe chez les Oiseaux à cæcums rudimentaires, et envahie par des éléments lymphoïdes dont les cellules plus ou moins arrondies sont généralement mononucléaires.

3° Une tunique musculaire avec un faisceau considérable de fibres circulaires à l'intérieur et quelques fibres longitudinales à l'extérieur.

Les villosités, les glandes à canal excréteur, ainsi que les follicules clos s'y trouvent déjà certainement représentés, mais en réalité, ce n'est que le vingt-troisième jour, c'est-à-dire deux jours après l'éclosion que les éléments glandulaires sont définitivement constitués. Il convient toutefois d'ajouter qu'à ce stade les sécrétions glandulaires ne doivent avoir qu'une faible importance ; car on ne remarque que fort peu de cellules sécrétrices dans les acini des glandes à canal excréteur. Les cellules sécrétrices n'ap-

paraissent guère avec leurs caractères bien nets qu'à partir du vingt-cinquième jour.

Comme on vient de le voir dans les deux paragraphes qui précèdent, les cæcums apparaissent dès le quatrième jour chez le Poulet. Ils représentent en ce moment deux faibles papilles visibles à la loupe. Ils s'allongent ensuite tous les jours de 1 à 2 millimètres jusqu'au neuvième jour. Ils subissent alors un temps d'arrêt jusqu'au douzième jour ; mais à partir de ce moment, leur accroissement est rapide, gagnant 2, 4 et même 6 millimètres par jour jusqu'au vingt et unième jour où je leur ai trouvé une longueur de 3 centimètres.

Quant à la différenciation des tissus, j'ai pu observer que sauf l'épithélium de la muqueuse qui apparaît dès l'origine, on ne remarque d'abord que des cellules du mésenchyme ; mais peu à peu, et à leurs dépens, les divers tissus s'organisent et enfin, au vingt et unième jour, les cæcums nous apparaissent avec l'ensemble de leurs détails, et s'il faut, il est vrai, attendre jusqu'au vingt-troisième jour pour assister à la formation complète des diverses glandes, et jusqu'au vingt-cinquième jour découvrir des traces de l'activité glandulaire, on peut bien dire cependant que c'est au vingt et unième jour que sont constitués les divers éléments de leur structure histologique.

RÉSUMÉ

Mes recherches sur les cæcums des Oiseaux ont porté sur quatre points principaux : l'Anatomie macroscopique, l'Histologie, la Physiologie et l'Embryologie.

Dans la première partie, consacrée à l'Anatomie macroscopique, après avoir considéré les différentes formes de cæcums, et montré que dans chaque ordre il existe un ensemble de caractères spéciaux qui séparent ces organes de ceux des ordres voisins, j'ai étudié leur vascularisation

et leur innervation chez des Oiseaux à cæcums bien développés, à cæcums rudimentaires, et enfin chez ceux qui ne possèdent plus qu'un seul cæcum. J'ai même examiné ce que devenaient les vaisseaux sanguins et les filets nerveux destinés à ces organes chez les types où ceux-ci ont complètement disparu.

Mais les Oiseaux ne sont pas les seuls êtres à posséder des cæcums; on en trouve aussi chez les Reptiles et chez les Mammifères. Il convenait donc d'établir un rapprochement entre les cæcums des Oiseaux et ceux des groupes voisins. Ce chapitre m'a permis d'établir que même au point de vue des appendices cæcaux, les Oiseaux ne forment pas un groupe isolé entre les Reptiles et les Mammifères, mais paraissent, au contraire, se rattacher à ces deux classes.

J'ai également examiné avec quelque détail un organe que l'on remarque toujours chez les jeunes et qui, parfois, persiste chez l'adulte pour former un troisième cæcum. J'ai pu établir que cet appendice n'est d'abord qu'un simple canal mettant en communication l'intestin avec la vésicule du jaune.

La deuxième partie a trait à l'Histologie et à la Physiologie. Les questions qui s'y rattachent ont été étudiées avec quelque soin, et je crois avoir été assez heureux pour mettre en lumière certains détails histologiques qui, jusqu'ici, étaient restés ignorés. En pratiquant des coupes à des niveaux différents, j'ai constaté que la structure histologique n'était pas la même partout et, qu'en particulier, la portion proximale était plus riche en villosités et en glandes que les autres régions. Les villosités étant parfaitement connues, peut-être me serais-je contenté de les signaler si je n'avais remarqué les différents aspects qu'elles affectent et que j'ai pu ramener à cinq formes principales.

Quant aux glandes que l'on trouve toujours enfoncées dans la sous-muqueuse, j'ai pu établir qu'on pouvait les ramener à deux types : les glandes à canaux excréteurs et les glandes closes. J'ai suivi leur développement et ai pu

constater que les premières se forment par simple invagination de la muqueuse et que les secondes sont constituées par une agglomération de cellules lymphoïdes plus ou moins bien circonscrites par les prolongements cellulaires du tissu réticulé.

Je me suis occupé ensuite des éléments lymphoïdes qui ont complètement envahi le tissu réticulé, et j'ai observé que dans certains cas, ils pénétraient même dans la couche musculaire. Le tissu lymphoïde est d'autant mieux développé que les cæcums sont plus petits.

Un dernier chapitre sur l'histologie du troisième cæcum m'a permis de rapprocher cet organe des autres appendices de l'intestin, et j'ai pu constater que sa disparition chez la plupart des Oiseaux était due à l'activité de certaines cellules macrophages qui y provoquent le phénomène de la phagocytose.

Les recherches physiologiques ont eu pour but de déterminer le rôle des cæcums et, à cet effet, j'ai imaginé un certain nombre d'expériences dont voici un aperçu rapide :

1° *Ablation des cæcums.* — L'animal ne succombe pas.

2° *Fistule cæcale pour recueillir les sucs glandulaires.* — En recueillant les sucs glandulaires des cæcums, et en les faisant agir sur un certain nombre de substances alimentaires, on constate un ensemble de faits que je résume ainsi :

a) Les amidons sont hydrolysés;

b) Les sucres de saccharose sont intervertis;

c) Les graisses ne subissent pas de transformation;

d) Les substances albuminoïdes sont digérées.

3° *Modifications dues à l'alimentation.* — En soumettant à un régime exclusivement carné un Oiseau granivore, on observe certaines modifications dans les sucs glandulaires qui démontrent que les diastases cæcales sont fonction de l'alimentation :

a) Les amidons ne sont plus hydrolysés ;

b) Les sucres de saccharose sont toujours intervertis;

c) Les matières grasses restent sans changement;

d) Les matières albuminoïdes sont digérées très rapidement, en un temps qui est environ deux fois plus court que dans l'expérience précédente.

4° *Lésions provoquées par la ligature des appendices.*

En ligaturant les cæcums au ras de l'intestin, j'avais espéré provoquer une appendicite expérimentale (théorie du vase clos du professeur Dieulafoy) qui m'aurait permis d'étudier les lésions histologiques qui auraient pu se produire. En réalité, j'ai bien obtenu un commencement de péritonite, mais qui n'a pas tardé à se localiser dans la région voisine des cæcums (péritonite enkystée). J'en ai conclu que les Oiseaux offraient une résistance remarquable à l'infection péritonéale.

Dans la troisième partie de mon travail, je me suis occupé de l'Embryologie des cæcums, et j'ai suivi leur développement depuis le moment où on les voit apparaître, c'est-à-dire depuis le quatrième jour. En examinant avec soin à vingt-quatre heures d'intervalle, les modifications survenues, j'ai pu constater qu'ils s'allongeaient d'environ 1 millimètre par jour jusqu'au quatorzième jour, à partir duquel ils gagnent journellement 2, 4 et même 6 millimètres.

L'apparition des différents tissus méritait également de retenir l'attention. A l'origine, on n'aperçoit qu'un revêtement épithélial dérivé de l'entoderme qu'entourent des cellules du mésenchyme dérivées elles-mêmes de la splanchnopleure. Cette disposition dure jusque vers le treizième jour; mais, à partir de ce moment, les cellules du mésenchyme s'organisent, changeant à la fois d'aspect et de caractère : — les unes, plus rapprochées de la tunique épithéliale, formeront l'assise sous-muqueuse caractérisée tout d'abord par des cellules étoilées et irrégulières (tissu réticulé), avec de nombreux prolongements circonscrivant des cavités où se logent des cellules du tissu lymphoïde, dérivées elles aussi du mésenchyme : ces dernières sont tellement abondantes qu'elles envahissent peu à peu le tissu réticulé et le

masquent à peu près complètement : — les autres, enfin, plus rapprochées de la périphérie s'allongent et se transforment peu à peu en fibres musculaires lisses.

Cette différenciation des tissus, déjà facile à observer le quatorzième jour s'accentue les jours suivants jusqu'au vingt et unième jour, où l'ensemble des tissus constitutifs des cæcums a acquis son complet développement.

CONCLUSION

Les recherches entreprises sur les cæcums des Oiseaux m'ont permis, sinon de fixer définitivement leur rôle physiologique, du moins de préciser quelques-unes de leurs fonctions. Mais avant d'exposer les conclusions qui me paraissent découler de l'ensemble des faits observés, il ne saurait être sans intérêt de faire une mention rapide de quelques-unes des singulières hypothèses auxquelles ces organes ont parfois donné lieu.

1° Les cæcums peuvent être comparés à la vessie urinaire (Oken).

2° Ils rappellent la poche à encre de certains Mollusques céphalopodes tels que la Seiche (Home).

3° Ils représentent la glande que l'on trouve à la portion terminale de l'intestin chez les Poissons cartilagineux (Home).

4° On peut les comparer aux canaux biliaires des Insectes (Carus).

Sans vouloir m'attarder à discuter la valeur scientifique de ces hypothèses qui n'ont jamais été d'ailleurs que de simples conceptions de l'esprit et dont Meckel, du reste, a fait justice, il convient cependant de déclarer qu'un certain nombre de zoologistes, parmi lesquels on peut citer Meckel, Owen, Gadow, ont considéré les cæcums des Oiseaux comme des organes destinés à jouer un certain rôle dans les phénomènes de la digestion et Home, lui-même, malgré les hypo-

thèses rappelées plus haut, n'hésite pas à croire que les matières alimentaires peuvent à leur contact subir une certaine action digestive.

Il faut reconnaître tout d'abord que les cæcums ne sont pas absolument nécessaires à la vie de l'animal, puisqu'un certain nombre d'Oiseaux n'en possèdent pas ou n'en ont que de très réduits; mais même chez les Oiseaux à cæcums bien développés, on a vu que l'ablation de ces organes pouvait être pratiquée sans qu'une telle opération eût des suites fâcheuses. Il serait téméraire, cependant, d'en conclure que chez ce dernier groupe d'Oiseaux, les cæcums ne présentent aucune utilité. Déjà, leur vascularisation, leur innervation et surtout leur richesse glandulaire nous laissent supposer qu'ils doivent jouer un certain rôle dans l'économie et, à en juger par le nombre considérable de villosités qui en tapissent l'intérieur, il est bien permis de supposer que l'absorption doit y être très active.

Constatons en outre le fait que chez les Oiseaux à cæcums développés, les résidus de la digestion viennent toujours s'engager dans leur intérieur et chez certains types où ces organes atteignent des dimensions considérables, comme c'est le cas du Nandou, on les trouve constamment remplis de débris alimentaires souvent à demi digérés, alors même que le reste de l'intestin se présente dans un état complet de vacuité.

Mais d'autres raisons militent en faveur du rôle des cæcums dans les phénomènes digestifs. Il a été, en effet, établi dans le paragraphe relatif à l'étude expérimentale de la sécrétion que les sucs glandulaires de ces organes possédaient un certain nombre de diastases pouvant agir sur les féculents, les sucres et les matières albuminoïdes.

Rien de pareil chez les Oiseaux à cæcums rudimentaires. La vascularisation et l'innervation y sont très faibles; il n'y a pas, à proprement parler de villosités, et jamais les débris alimentaires ne s'engagent à leur intérieur. Les glandes à canal excréteur y sont peu nombreuses, et on n'y

observe guère que des follicules clos. Mais, en revanche, le tissu lymphoïde y prend un très grand développement, et il forme à lui seul la majeure partie des tissus constitutifs de ces organes.

La considération des cæcums permet donc d'établir deux groupes chez les Oiseaux : ceux qui ont des cæcums développés, et ceux chez lesquels ils sont rudimentaires.

Chez les Oiseaux à cæcums développés, ces organes concourent à l'absorption par leurs villosités et aux phénomènes physiologiques de la digestion par leurs diastases.

Chez les Oiseaux à cæcums rudimentaires, ils ne sont plus que de simples organes lymphoïdes placés à l'entrée du gros intestin, comme les amygdales à l'entrée du tube digestif.

La question relative au développement de ces appendices paraît plus délicate à résoudre, en raison des exceptions que l'on rencontre, et dont il paraît difficile de donner une explication plausible.

La première observation qu'il convient de faire est que tous les Oiseaux à cæcums rudimentaires vivent presque exclusivement de chair. Ce fait est surtout constant pour les piscivores dont les cæcums sont toujours très réduits. A titre d'exception, il faut signaler les Rapaces nocturnes dont les cæcums toujours terminés en massue et rétrécis à leur portion proximale ont un certain développement et peuvent atteindre 6, 9 et même 10 centimètres, chiffres qui représentent les longueurs respectives des cæcums chez l'Effraie, la Hulotte et le Grand-Duc.

La seconde exception est présentée par l'ordre des Colombins dont les individus, bien que ne se nourrissant pas de chair, possèdent des cæcums de plus en plus réduits, n'atteignant même plus qu'un millimètre chez la Colombe poignardée et pouvant même disparaître complètement, comme cela s'observe chez le Pigeon Nicobar et chez *Carpophaga chalybura*, qui ne se nourrit que de muscades.

Quant aux Oiseaux à cæcums développés, leur nourriture

est, de préférence, végétale et si, à l'occasion, ils dévorent les proies qui s'offrent à eux, on peut assurer cependant que le fonds de leur alimentation est surtout constitué par des hydrates de carbone.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Le titre des ouvrages ou des mémoires cités dans le texte est suivi d'un astérisque (*). Les autres n'ont été consultés qu'à titre de renseignements généraux.

F. Balfour, *Traité d'embryologie et d'organogénie comparées.* Trad. franç. Paris, 1885.

Beckmann, *Zeitschr. f. analyt. Chemie*, t. XXXVI, p. 727 *.

O. Benoit, *Contribution à l'étude de la muqueuse intestinale. Remarques sur les villosités.* Paris, 1891.

F. Beddard [1], *On some Points in the Anatomy of Chauna chavaria.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1886 *.

— [2], *On the Syrinx and other Points in the Anatomy of the Caprimulgidœ.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1886.

— [3], *On certain Points in the Visceral Anatomy of Balœniceps Rex, bearing upon its Affinities.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1888 *.

— [4], *On the Anatomy of Podica Senegalensis.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1890.

— [5], *On the Alimentary Canal of the Martineta Tinamou* (*Calodromas elegans*). The Ibis, series VI, vol. II, Januar 1890 *.

— [6] *On the Anatomy of an Australian Cucko* (*Scythrops Novæ Hollandiæ*). Proceed. Zool. Soc. of London, 1898.

F. Beddard et P. Mitchell, *On the Anatomy of Palamedea Cornuta.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1894.

Cl. Bernard, *Leçons sur la Physiologie et la Pathologie du système nerveux.* Paris, 1858 *.

Th. Bondouy, *Du rôle des tubes pyloriques dans la digestion chez les Téléostéens.* Thèse de pharmacie. Paris, 1899.

C. de Bruyne [1], *De la présence de tissu réticulé dans la tunique musculaire de l'intestin.* Travail du Laboratoire d'histologie normale de Gand. C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXIII, 1891.

— [2], *De la phagocytose et de l'absorption de la graisse dans l'intestin.* Ann. Soc. de méd. de Gand, vol. LXX, 1891.

L. Budge, *Expériences démontrant que l'origine du grand sympathique est dans la moelle épinière.* C. R. Acad. Sc. Paris, t. XXXV, 1852 *.

Buffon, *Histoire naturelle des Oiseaux.*

— [1] *Discours sur la nature des Oiseaux*, t. I, 1770 *.

— [2] L'Autruche, t. I, 1870 *.

— [3] Le petit Aigle, t. I, 1870 *.

— [4] L'Outarde, t. I, 1870.

— [5] L'Émerillon, t. I, 1870 *.

— [6] La Pintade, t. II, 1870.
— [7] Le Coucou, t. VI, 1879 *.
— [8] La Spatule, t. VII, 1780.
Carus, *Traité élémentaire d'anatomie comparée.* Traduction française. Paris, 1835 *.
Chaput, *Anatomie des villosités intestinales.* Bull. Soc. anat. Paris, t. V, 5e série, 1891.
J. Chatin, *Organes de nutrition et de reproduction chez les Vertébrés.* Paris, 1894.
Chauveau, *Journal de la Physiologie.* Paris, 1862.
Claus, *Traité de Zoologie.* Traduction Mocquin-Tandon. Paris, 1884.
E. Couvreur, *Sur le pneumogastrique des Oiseaux.* Ann. de l'Univ. de Lyon, t. II, 3e fasc., 1892 *.
E. Crisp [1], *The cœcal Appendages of the Impeyan Pheasant.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1862.
— [2], *On some Points relating to the Anatomy of the Humming-Bird* (*Trochilus colubris*). Proceed. Zool. Soc. of London, 1862.
— [3], *On the Visceral Anatomy of the Screamer* (*Chauna chavaria*). Proceed. Zool. Soc. of London, 1864.
G. Cuvier [1], *Leçons d'anatomie comparée*, t. IV. Paris, 1835 *.
— [2], *Le règne animal distribué d'après son organisation. Les Oiseaux.* Paris, 1836-1849.
F. Darwin et A. Garrod, *Notes an Ostrich lately living in the Society's Collection.* Proceed. Zool. Soc. of. London, 1872.
J. Dollinger, *De vasis sanguiferis quæ villis intestinorum tenuium hominis brutorumque insunt.* Heusing Teitsch, Bd. II. Monachii, 1828.
G. Duchamp, *Observations sur l'anatomie du Dromaius Novæ Hollandiæ.* Ann. Sc. nat. Zool., t. XVII, 1875 *.
Dubourg, *Annales de l'Institut Pasteur*, t. III, 1889 *.
M. Duval, *Atlas d'embryologie.* Paris, 1889 *.
J. Eberth [1], *Das Flimmerepithel in Darm der Vogel.* Zeitschr. f. Wissensch. Zoolog., t. X, fasc. 3, 1860 *.
— [2], *Uber die Follikel in den Blinddärmen der Vogel.* Würzbg. naturw. Zeitschr., t. II, 1861 *.
— [3], *Neue Untersuchungen über Flimmerepithel in Vogeldarm.* Zeitschr. f. Wissensch. Zoolog., t. XI, 1861.
W. Forbes [1], *On the Syrinx and other Points in the Anatomy of the Eurylæmidæ.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1880.
— [2] *On the Anatomy of Leptosoma discolor.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1880.
— [3] *Notes on the Anatomy and Systematic Position of the Jaçanas.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1881.
— [4] *On some Points in the Anatomy of the Indian Darter* (*Plotus melanogaster*) *and on the Mecanism of the Neck in the Darters in connexion with their Habits.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1882.
— [5] *On Some Points in the Anatomy of the Todies* (*Todidæ*) *and on the Affinities of that Group.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1882.
H. Gadow, *On Some Points in the Anatomy of Pterocles with Remarks on its Systematic Position.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1882.
A. Garrod [1], *Notes of the Anatomy of the Huia Bird* (*Heteralocha Gouldi*). Proceed Zool. Soc. of London, 1872.
— [2] *On Some Points in the Anatomy of the Columbæ.* Proceed. Zool. Soc. of London, 1874.

— [3] *On the Anatomy of the Parrots which bear on the Classification of the Suborder*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1874.
— [4], *On the Anatomy of Chauna derbiana and on the Systematic Position of the Screamers* (*Palamedeidœ*). Proceed. Zool. Soc. of London, 1876 *.
— [5] *On the Anatomy of Aramus scolopaceus*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1876.
— [6], *Notes on the Anatomy of Plotus anhinga*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1876.
— [7], *On a Peculiarity of the Ground Hornbill* (*Bucorvus abyssinicus*). Proceed. Zool. Soc. of London, 1876.
— [8], *Notes on the Anatomy of certain Parrots*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1876.
— [9], *Notes on the Anatomy and Systematic Position of the Genera Thinocorus, and Attagis*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1877.
— [10], *Notes on Points in the Anatomy of Levaillant's Darter* (*Plotus Levaillanti*). Proceed. Zool. Soc. of London, 1878.
— [11], *On Indicator major*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1870.
— [12], *Notes on Points in the Anatomy of the Hoatzin* (*Opisthocomus cristatus*). Proceed. Zool. Soc. of London, 1879 *.
Gegenbaur. *Manuel d'anatomie comparée*. Traduction française. Paris, 1874 *.
M. George, *Monographie anatomique des Mammifères du genre Daman*. Bibliothèque des Hautes-Études, section des Sc. nat., t. XII, 1875 *.
C. Gesner, *Historiæ animalium*. Liber III, qui est de *Avium natura*. Francofurdi, 1585*.
Giebel, *Thesaurus Ornithologiæ*. Leipzig, 1879.
W. Haswell, *Notes on the Anatomy of two rare Genera of Pigeons*. Proceed. of the Linnean Soc. of New South Wales. Sidney, 1882.
J. Henle, *Symbolæ ad anatomiam villorum intestinalium, imprimis eorum epithelii et vasorum lacteorum*. Commentatio academica Berolini, 1837.
Hérissant, *Observations anatomiques sur les organes de la digestion de l'Oiseau appelé Coucou*. Hist. de l'Acad. roy. des Sc., 1756. (Malgré mes recherches, il m'a été impossible de trouver ce mémoire.)
O. Hertwig, *Traité d'embryologie* ou *Histoire du développement de l'Homme et des Vertébrés*. Traduction française. Paris, 1891 *.
E. Home [1], *Lectures on Comparative Anatomy*, t. I, lect. x, 1814 *.
— [2], *Lectures on Comparative Anatomy*, t. I, lect. xi, 1814 *.
— [3], *Lectures on Comparative Anatomy*, t. I, lect. ix, 1814 *.
Kölliker, *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere*. Academische Vorträge Leipzig, 1879.
Lacauchie [1], *Mémoire sur la structure et le mode d'action des villosités intestinales*. C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XVI, 1843.
— [2], *Études hydrotomiques et micrographiques*. Paris, 1844*.
E.-A. Lauth, *Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des Oiseaux et sur la manière de les préparer*. Ann. Sc. nat., t. III, 1re série, 1824.
L'Herminier, *Recherches anatomiques sur quelques genres d'Oiseaux rares ou encore peu connus sous le rapport de l'organisation profonde*. Ann. Sc. nat. Zool., t. VIII, 1837 *.
A. Macalister, *On the Anatomy of the Ostrich* (*Struthio camelus*). Proceed. Roy. Irish. Acad., 1868.
J. Macartney, *An account of an appendix to the small intestines of Birds*. Philos. Transact., 1811 *.

R. Marage, *Anatomie descriptive du sympathique des Oiseaux*. Ann. Sc. nat. Zool., t. VIII, art. 1, 1889 *.

W. Martin [1], *Notes of a Dissection of the Cape Hyrax*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1835.

— [2], *Notes on the Anatomy of Buffon's Touraco*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1836.

J. Maumus [1], *Sur les cæcums du Casoar austral*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, t. VII, 1900.

— [2], *Sur l'ablation des cæcums des Oiseaux*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, t. I, 1901.

J. Maumus et L. Launoy, *La digestion cæcale chez les Oiseaux*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, t. VII, 1901.

F. Mazza et A. Perugia, *Sulla glandula digitiforme nella Chimæra monstrosa*. Mus. di R. Univ. Genova. Atti Soc. ligustrica di Sc. nat., vol. V, 1894.

J.-F. Meckel, *Traité général d'anatomie comparée*. Traduction française, t. VIII. Paris, 1838 *.

E. Metchnikoff, *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation*. Paris, 1892 *.

H. Milne-Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparées de l'Homme et des animaux*, t. VI et VII. Paris, 1858-60.

P.-C. Mitchell, *A contribution to the Anatomy of the Hoatzin* (*Opisthocomus cristatus*). Proceed. Zool. Soc. of London, 1896.

A. Mojsisovics, *Manuel de zootomie*. Traduction française. Paris, 1881.

H. Mouton, *Sur la diastase intracellulaire des Amibes*. C. R. Soc. biol., 27 juillet, 1901.

H. Neuville, *Contribution à l'étude de la vascularisation intestinale chez les Cyclostomes et les Sélaciens*. Thèse de la Faculté des Sciences de Paris, 1901 *.

R. Owen [1], *On the Anatomy of the Flamingo*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1832.

— [2], *Notes of the Anatomy of the red-backed Pelican*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1835.

— [3], *On the Anatomy of the Apteryx*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1838.

— [4], *Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates*, vol. II. London, 1866 *.

A. Oppel, *Lehrbuch der Vergleichenden Mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*, t. II. Iena, 1897 *.

P.-S. Pallas [1], *Spicilegia zoologica*. Fasciculus quartus. Berolini, 1767 *.

— [2], *Spicilegia zoologica*. Fasciculus quintus. Berolini, 1769 *.

— [3], *Spicilegia zoologica*. Fasciculus sextus. Berolini, 1769 *.

J.-P. Pawlow, *Le travail des glandes digestives*. Traduction française. Paris, 1901.

Perrault [1], *Mémoires pour servir à l'Histoire naturelle des Animaux*. Paris, 1671 *.

— [2], *Suite des Mémoires pour servir à l'Histoire naturelle des Animaux*. Paris, 1676 *.

Portier et Bierry, *Recherches sur l'influence de l'alimentation sur les sécrétions diastasiques*. C. R. Soc. biol., 27 juillet 1901 *.

L. Ranvier [1], *Leçons d'anatomie générale*, 2 vol. Paris, 1880.

— [2], *Traité technique d'histologie*, 2e édit. Paris, 1889.

E. Retterer, *Sur l'origine des follicules clos du tube digestif*. Verhandl. der anat. Gesellsch. in Basel, 1895.

Remak, *Ueber ein Selbständiges Darmnervensystems*. Berlin, 1847 *.

G. Romiti, *Lezioni di Embrogenia umana e comparata dei Vertebrati*. Sienne, 1881, 1882, 1888.

Salerne, *Histoire naturelle éclaircie dans une de ses parties, l'Ornithologie*. Ouvrage traduit du latin du *Synopsis Avium*, de Ray. Paris, 1767 *.

R.-W. Schufeldt, *Notes on the Visceral Anatomy of certain Auks*. Proceed. Zool. Soc. of London, 1887.

Siebold et Stannius, *Nouveau manuel d'anatomie comparée*. Paris, 1849 *.

Stöhr, *Ueber die Entwicklung der Lymphknötchen des Darms*. Archiv. f. mikrosk. Anat., vol. XXXIII, 1893.

Swan, *Illustrations of comparative Anatomy of nervous System*. London, 1835 *.

F. Tiedemann et L. Gmelin, *Recherches expérimentales physiologiques et chimiques sur la digestion considérée dans les quatre classes d'animaux vertébrés*. Traduction française. Paris, 1827 *.

V. Thébault [1], *Note sur le nerf intestinal des Oiseaux*. Bull. Mus. Hist. nat., t. I, 1895.

— [2], *Seconde note sur le nerf intestinal des Oiseaux*. Bull. Mus. Hist. nat., t. II, 1895 *.

Vassilief *in* Duclaux, *Microbiologie*, t. II *.

H. Viallanes, *Note sur le tube digestif du Carpophaga Goliath* (*Carpophaga Goliath*). Ann. Sc. nat. Zool., t. VII, 1878.

C. Vogt et E. Yung, *Traité d'anatomie comparée*. Paris, 1894.

Weber, *Beitrag zur vergleichungen Anatomie des Sympatischen Nerven*. Mekel's deutsch Arch. f. Phys., t. III, 1817.

G. Weiss, *Sur l'adaptation fonctionnelle des organes de la digestion*. C. R. Soc. biol., 26 octobre 1901 *.

R. Wiedersheim, *Manuel d'anatomie comparée des Vertébrés*. Traduction française. Paris, 1890 *.

EXPLICATION DES PLANCHES (1)

PLANCHE I

[Dans cette planche ont été reproduites les formes principales des cæcums chez les Oiseaux et chez quelques Mammifères. Après le nom de chaque animal j'ai indiqué si la figure correspondante reproduit la grandeur naturelle (g. n.) de l'organe ou dans quelle réduction sa forme a été dessinée.]

Fig. 1. — Savacou (*Cancroma cochlearia* Lin.), g. n.
Fig. 2. — Diamant de Chine (*Tœniopygia castanotis* Gould), g. n.
Fig. 3. — Pingouin (*Alca torda* Lin), g. n.
Fig. 4. — Cigogne Jabiru (*Mycteria senegalensis* Lin.), g. n.
Fig. 5. — Harle (*Mergus merganser* Lin.), g. n.
Fig. 6. — Cæcums postérieurs du Secrétaire (*Serpentarius reptilivorus* Daud.), g. n.
Fig. 7. — Pelican (*Pelecanus onocrotalus* Lin.), 1/2 g. n.
Fig. 8. — Echidné (*Echidna hystrix* Blum.), g. n.
Fig. 9. — Kamichi (*Chauna chavaria* Lin.), 4/5 g. n.
Fig. 10. — Épervier (*Accipiter nisus* Lin.), g. n.
Fig. 11. — Double Macreuse (*Anas cusca* Lin.), 1/2 g. n.
Fig. 12. — Ibis rouge (*Ibis rubra* Vieill.), g. n.
Fig. 13. — Ganga de Madagascar (*Pterocles personatus* Gould), 1/2 g. n.
Fig. 14. — Tinamou isabelle (*Rhynchotus rufescens* Tem.), 1/2 g. n.
Fig. 15. — Héron pourpré (*Ardea purpurea* Lin.), g. n.
Fig. 16. — Grande Outarde (*Otis tarda* Lin.), 2/5 g. n.
Fig. 17. — Fourmilier didactyle (*Myrmecophaga didactyla* Lin.), g. n.
Fig. 18. — Ornithorhynque (*Ornithorhynchus paradoxus* Blum.), g. n.
Fig. 19. — Nandou (*Rhæa americana* Lath.), 1/7 g. n.
Fig. 20. — Poule sultane à tête grise (*Porphirio poliocephalus* Lath.), 2/3 g. n.
Fig. 21. — Marabout (*Leptoptilos cruminiferus* Cuv.), g. n.
Fig. 22. — Râle de Cayenne (*Aramides cayennensis* Lin.), g. n.
Fig. 23. — Cæcums antérieurs du Secrétaire (*Serpentarius reptilivorus* Daud.), g. n.
Fig. 24. — Hoazin (*Opisthocomus* Müll.), g. n.
Fig. 25. — Autruche (*Struthio camelus* Lin.), 1/6 g. n.
Fig. 26. — Apteryx (*Apteryx australis* Schaw.), 1/3 g. n.

(1) J'adresse mes remerciements les plus sincères à Mlle Philastre qui a apporté, dans l'exécution de mes dessins, une patience et une habileté vraiment dignes des plus grands éloges.

Fig. 27. — Hulotte (*Syrnium aluco* Lin.), 2/3 g. n.
Fig. 28. — Courlis (*Scolopax arcuata* Lin.), 2/3 g. n.
Fig. 29. — Effraye (*Stryx flammea* Lin.), g. n.
Fig. 30. — Pintade commune (*Numida meleagris* Lin.), 2/3 g. n.

PLANCHE II

Fig. 1. — Vascularisation des cæcums du Casoar austral (*Casuarius australis*, Wall.). L'artère mésentérique inférieure (*a. m. i*) dont les rameaux viennent se distribuer à la surface des cæcums, a été marquée d'une teinte grisâtre, tandis que les veines sont restées en blanc.
Fig. 2. — Villosité de la portion moyenne des cæcums du Nandou.
Fig. 3. — Villosité de la portion distale des cæcums du Canard.
Fig. 4. — Villosité de la région proximale des cæcums du Coq domestique.
Fig. 5. — Villosité de la région moyenne des cæcums du Canard.
Fig. 6. — Coupe de la portion moyenne d'un cæcum de Nandou, faite perpendiculairement à l'axe et laissant voir une valvule connivente (*v. c.*).
Fig. 7. — Surface interne des cæcums du Coq de bruyère montrant les sept bandes longitudinales qui les parcourent dans toute leur étendue.

PLANCHE III

Coupes en séries (1), permettant d'observer comment le tissu lymphoïde (*l*) pénètre dans le tissu musculaire (*m*).

Fig. 1. — Deux bourgeons de tissu lymphoïde se sont déjà enfoncés dans le tissu musculaire; mais ils restent encore en communication par leur pédicule avec le tissu lymphoïde qui constitue en grande partie la sous-muqueuse.
Fig. 2. — Par suite de la disparition de son pédicule, l'un des bourgeons se trouve complètement isolé au milieu du tissu musculaire, tandis que l'autre reste encore en communication avec la couche lymphoïde.
Fig. 3, 4 et 5. — Le pédicule qui rattache ce dernier bourgeon au tissu lymphoïde se rétrécit de plus en plus, indiquant ainsi sa tendance à disparaître.
Fig. 6. — Le pédicule a enfin disparu et les deux bourgeons signalés dans la figure 1 se présentent désormais sous la forme de deux petits îlots isolés au milieu de la couche musculaire.

PLANCHE IV

(Toutes les figures de cette planche se rapportant à l'histologie, ont été dessinées à la chambre claire.)

Fig. 1. — Aspect du tissu lymphoïde qui prend un si grand développement chez un certain nombre d'Oiseaux.
Fig. 2. — Troisième cæcum du Canard (grandeur naturelle).
Fig. 3. — Troisième cæcum du Poulet au cent quarante-neuvième jour (grandeur naturelle).
Fig. 4. — Coupe du troisième cæcum du Poulet au vingtième jour. En allant de l'intérieur à l'extérieur, on aperçoit d'abord l'épithélium de la mu-

(1) Tous les contours et tous les traits des figures de cette planche ont été dessinés à la chambre claire.

queuse qui forme ici une couche très mince. Puis viennent des cellules lymphoïdes au milieu desquelles commencent à s'organiser quelques fibres du tissu musculaire.

Fig. 5. — Coupe du troisième cæcum du Poulet au trentième jour. A l'intérieur, on voit l'épithélium de la muqueuse qui forme de nombreuses sinuosités et qui repose sur une couche assez faible d'éléments lymphoïdes qui représentent la sous-muqueuse. Cet épithélium recouvre un ensemble de villosités terminées tantôt en pointe et tantôt sous forme arrondie.

Fig. 6. — Coupe du troisième cæcum du Poulet au quatre-vingt-cinquième jour. Le tissu lymphoïde qui a diminué d'importance dans la région de la sous-muqueuse, tend à pénétrer dans le tissu musculaire. Quant aux villosités, elles ont une tendance à disparaître.

Fig. 7. — Coupe de la région proximale des cæcums du Canard. Les villosités (*vi*) y sont nombreuses et terminées en pointe.

Fig. 8. — Section d'une glande à canal excréteur des cæcums du Moineau. Cellules allongées dont les noyaux ont un aspect polyédrique, par suite, peut-être, de l'action des fixateurs. Chez quelques-unes, les produits de sécrétion (*s*) sont venus s'accumuler à leur portion supérieure.

Fig. 9. — Coupe du troisième cæcum du Canard. Cette coupe pratiquée dans la région distale permet d'observer le très grand développement du tissu lymphoïde (*l*) dont certains ilôts ont même pénétré au milieu de la couche musculaire (*m*); celle-ci ne présente guère que des fibres circulaires. Quant aux villosités on remarque qu'elles sont larges à leur base et toujours terminées en pointe.

Fig. 10. — Coupe d'un cæcum de Pigeon avec la portion voisine d'intestin (*i*), afin de permettre la comparaison entre ces deux organes. Dans le cæcum on observe un très grand développement du tissu lymphoïde (*l*), tandis que dans l'intestin, les éléments lymphoïdes sont peu abondants.

TABLE DES MATIÈRES

DEUXIÈME PARTIE

HISTOLOGIE ET PHYSIOLOGIE

TROISIÈME PARTIE

EMBRYOLOGIE

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR

LES TRACHÉES DES ARAIGNÉES

Par Édouard LAMY,

PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS.

INTRODUCTION

Les Araignées présentent à la face ventrale de l'abdomen et dans sa partie antérieure deux orifices stigmatiques qui conduisent dans des sacs pulmonaires. Chez certaines formes, il en est de même d'une deuxième paire de stigmates beaucoup plus reculés.

En 1834, Léon Dufour découvrit, parmi les genres pourvus seulement de deux poumons, chez la *Dysdère* et la *Ségestrie*, immédiatement derrière les stigmates pulmonaires deux autres orifices semblables, mais qui, au lieu de mener dans des poumons, donnent accès dans des tubes trachéens.

L'existence de trachées, retrouvées en 1835 par Dugès dans ces deux mêmes types, fut observée également un peu plus tard chez l'*Argyronète* par Grube (1842), puis par Menge (1843) qui fit connaître de plus la présence d'un appareil trachéen assez développé s'ouvrant vers l'extrémité de l'abdomen chez les *Salticus* et *Micryphantes*.

En 1848, Siebold indiqua des trachées débouchant par une fente étroite près des filières et formées de quatre tubes

ramifiés chez les *Thomisus*, simples dans la majorité des formes *Epeira*, *Drassus*, *Clubiona*, *Lycosa*, etc.

Enfin Bertkau, dans deux mémoires publiés en 1872 et 1878, rectifia et augmenta les données fournies par ses prédécesseurs et, ayant étendu ses recherches à un plus grand nombre de familles, voulut établir sur les organes respiratoires, et spécialement sur le plus ou le moins de développement de l'appareil trachéen, les bases d'une classification des Araignées.

Au point de vue de leur structure, les trachées étudiées d'abord par Leuckart (1849), puis par Leydig (1855) et par Bertkau, l'ont été ensuite principalement par Mac Leod (1880-1884) en particulier chez l'Argyronète et accessoirement par Schimkewitsch (1884) et par Carl Vogt et Yung (1894).

Les trachées, reconnues d'ailleurs les homologues des poumons, mais tenues jusqu'alors chez les Araignées pour plus ou moins comparables à celles des Insectes, ont été, à la suite des travaux de Ray Lankester (1881-1885) sur les affinités des Arachnides et de la Limule, regardées par de nombreux auteurs, notamment par Mac Leod, comme dérivant, par l'intermédiaire des poumons, de branchies et par conséquent comme très différentes de celles des autres Arthropodes.

Depuis lors, les trachées des Araignées n'ont été l'objet que d'observations embryologiques, qui sont dues à Locy (1885-1886), Schimkewitsch (1887), Kishinouye (1891), Simmons (1894), Jaworowski (1894), Purcell (1895), et dont ces auteurs ont donné des interprétations absolument contradictoires au sujet des rapports existant entre les trachées et les poumons.

Dans ce mémoire, c'est en faisant appel à l'anatomie comparée que je me propose de traiter cette question si controversée de l'homologie des trachées chez les Araignées.

Ce travail a été entrepris en 1896 sur les indications de M. le Professeur E.-L. Bouvier, dont j'ai suivi pendant plusieurs années au Muséum l'enseignement si documenté et si attrayant : je le remercie vivement de l'intérêt qu'il a bien voulu me témoigner au cours de mes recherches.

Elles ont été faites totalement au laboratoire de Zoologie P. C. N. de la Faculté des sciences de Paris; j'y ai trouvé tous les moyens d'étude qui m'étaient nécessaires : que M. R. Perrier, Chargé du Cours, et M. H. Fischer, Chef des Travaux pratiques, me laissent leur en exprimer mon entière gratitude.

J'ai eu recours plusieurs fois, notamment pour la technique, à l'expérience de mon ami M. Ch. Gravier, assistant au Muséum ; qu'il trouve ici la trace de l'affectueux souvenir que je lui garde de ses bons conseils.

Mes observations ont en partie porté sur les Araignées que j'ai trouvées aux environs de Paris. Mais, si je m'en étais tenu là, ce travail eut été forcément incomplet. M. Eug. Simon, qui avait eu déjà l'obligeance de déterminer les espèces recueillies par moi, a mis à ma disposition un grand nombre de formes avec une libéralité dont je lui suis profondément reconnaissant. Grâce à lui, j'ai pu, par l'examen de 88 genres, étendre mes recherches à un très grand nombre de familles (30 sur 34 qui comprennent les Aranéides trachéates) et, dans chaque famille, à plusieurs types qu'il avait bien voulu me signaler comme pouvant offrir de l'intérêt.

La meilleure manière d'étudier la forme de l'appareil trachéen consiste dans l'observation directe au microscope après avoir traité par la potasse caustique à chaud l'animal largement ouvert par la face dorsale ; l'ébullition dans ces conditions pendant vingt minutes ne laisse subsister à l'intérieur du corps uniquement que les trachées et les poumons.

J'ai employé également la méthode des coupes, les ani-

maux étant fixés par la liqueur mercurique de Gilson ou simplement par l'alcool à 90° et colorés par le carmin boraté.

Enfin, pour déceler la présence de trachées ou en suivre plus facilement le trajet dans les coupes, je me suis servi d'injections d'indigo blanc selon le procédé de M. Joanny Martin (*Compte rendu Société philomathique*. Paris, 1893), que je remercie des indications qu'il a eu l'obligeance de me donner.

Pour la reproduction de mes dessins, tous faits à la chambre claire, j'ai demandé à M. Ch. Richard de nombreux conseils, que sa compétence m'a rendus particulièrement utiles ; je lui en exprime mes vifs remerciements.

Voici quel sera l'ordre suivi dans ce travail :

Après l'étude complète de l'appareil trachéen dans une espèce prise comme type, nous examinerons ses diverses formes dans les différentes familles. Puis nous comparerons ces formes ensemble et nous verrons s'il y a un rapport entre elles et la classification.

Ensuite, après avoir fait l'historique de la question de l'homologie des trachées, nous discuterons leur valeur morphologique et nous chercherons si leurs variations sont en relation avec la phylogénie et la biologie.

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DES TRACHÉES CHEZ UNE ESPÈCE TYPE : ARANEUS (EPEIRA) DIADEMATUS Cl.

Nous commencerons par étudier les trachées chez un type, et pour cela nous ferons choix de l'*Epeire diadème ;* cette espèce offre l'avantage d'être celle dont l'anatomie est la mieux connue ; elle possède d'ailleurs la forme d'appareil trachéen que l'on rencontre le plus fréquemment chez les Aranéides.

Le système trachéen de l'Épeire a été décrit dans son ensemble par Bertkau [72] (1), Schimkewitsch [84], C. Vogt et Yung [94].

Immédiatement en avant des filières, au-dessus du colulus (ou cribellum rudimentaire) et d'une fossette qui correspond à une apophyse constituant une épine saillante à l'intérieur du corps, le tégument présente deux plis qui s'avancent l'un vers l'autre. Au fond de l'espace compris entre ces plis, la peau s'invagine, donnant ainsi naissance à un orifice en forme de fente transversale étroite, cachée plus ou moins par des poils, et à une poche aplatie dorso-ventralement pénétrant dans l'abdomen. L'orifice est le *stigmate trachéen*, la poche est le *vestibule* (Pl. VI, fig. 1).

Le fond de ce sac se prolonge sur la ligne médiane par un gros tronc qui bientôt se divise en deux tubes trachéens. D'autre part, ce vestibule présente à droite et à gauche deux expansions qui, en se rétrécissant et en devenant cylindriques, donnent ainsi deux autres trachées, d'ailleurs plus grêles.

Sur la chambre post-stigmatique naissent donc quatre tubes trachéens, deux *médians* ou *internes*, deux *latéraux* ou *externes* (fig. 1) (2). C'est là, comme nous le verrons, l'appareil existant chez le plus grand nombre des Araignées.

La lèvre supérieure de la fente stigmatique est assez fortement chitinisée et se termine par un bord tranchant (Pl. VIII, fig. 1 et 2). La chitine forme aussi sur la paroi ventrale du vestibule deux épaississements constituant à droite et à gauche deux piliers de renforcement, courbés à leur base en fer à cheval (Pl. VI, fig. 1 et 2). Sauf en ces deux points, le vestibule, dans toute la partie voisine du stigmate, a des parois chitineuses minces. Mais bientôt, au fur et à mesure qu'on s'éloigne de cet orifice, apparaissent sur la face interne de

(1) Les nombres placés entre crochets, à la suite des noms d'auteurs, renvoient à l'index bibliographique, page 271.

(2) Dans cette figure 1, comme dans toutes les autres semblables, l'animal ayant été ouvert par le dos, l'appareil trachéen est vu par sa face dorsale. Pour l'explication des lettres, voir page 275.

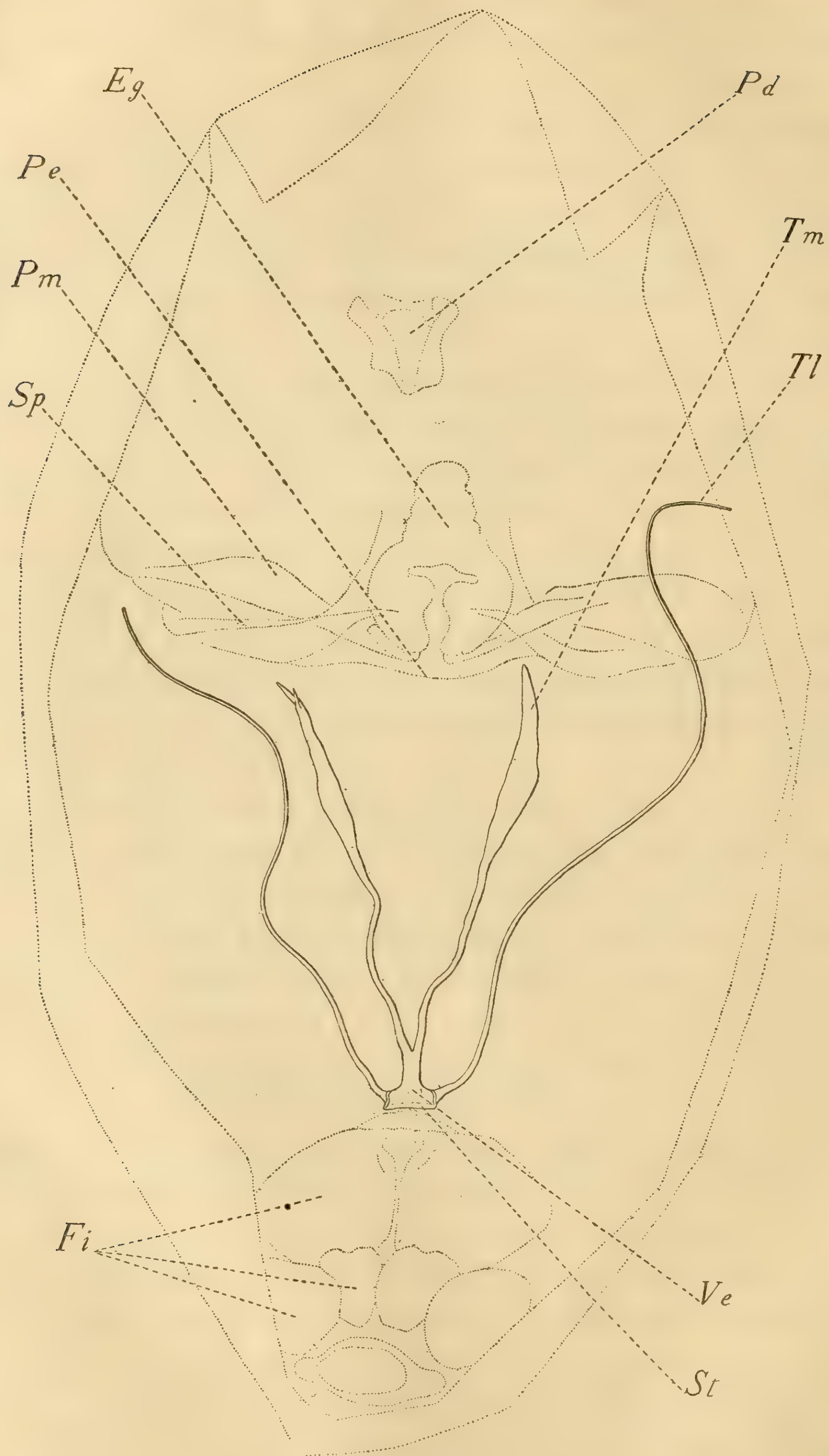


Fig. 1. — *Araneus* (*Epeira*) *diadematus* Cl. — Gross. 30.

ces parois, et commençant du côté ventral plus bas que du côté dorsal (Pl. VIII, fig. 1 et 2) de nombreuses aspérités formant de petites épines chitineuses. Les expansions latérales du vestibule n'ont d'abord d'épines qu'à leur partie supérieure, et c'est seulement quand elles deviennent tubulaires que toute leur surface interne en est revêtue (Pl. VIII, fig. 5).

C'est l'existence de ces épines, persistant jusqu'à l'extrémité des trachées, qui permet d'en suivre le trajet au microscope par l'aspect granuleux qu'elle leur donne, comme également de les reconnaître dans les coupes. Ces épines se ramifient à leur sommet par de très fines branches qui s'anastomosent les unes aux autres de façon à former un treillis.

Pour le reste de la structure histologique, le vestibule et les trachées se présentant comme des invaginations du tégument, leur structure est évidemment celle de ce dernier, comme l'ont indiqué Mac Leod [**80**] et Schimkewitsch [**84**]. Leur paroi est donc constituée par une couche chitinogène (hypoderme), renfermant de nombreux noyaux que l'on peut observer jusque près de l'extrémité de la trachée (Pl. VI, fig. 8 et Pl. VIII, fig. 8). Cette couche sécrète vers la lumière de l'organe une lamelle chitineuse qui, comme ornements saillants, présente les nombreuses épines dont nous venons de parler. Quant à une troisième membrane (cuticule interne de Graber) limitant du côté interne la couche chitinogène, tant pour les trachées que pour les téguments, Mac Leod et Schimkewitsch ont reconnu sa nature conjonctive et elle est identique à la couche de tissu conjonctif enveloppant tous les tissus (Gaubert, **92**),

Le point sur lequel s'est particulièrement portée mon attention a été l'étude de la terminaison de ces trachées.

D'après Bertkau et Schimkewitsch, les tubes médians, plus larges et plus courts, finissent dans le voisinage des poumons par des extrémités émoussées, tandis qu'arrivés à cette hauteur les tubes latéraux, plus étroits et deux ou trois

fois plus longs, se recourbent en arrière et se terminent par une fine pointe.

Cet appareil trachéen est donc entièrement limité à l'abdomen et ses quatre tubes ne présentent aucune branche sur leur trajet, comme je m'en suis assuré par des injections d'indigo suivant le procédé J. Martin.

Ainsi que l'observe Bertkau et qu'on le voit dans les figures 1 et 2, les tubes médians s'élargissent à leur sommet



Fig. 2. — *Araneus* (*Zilla*) *x-notatus*. — Gross. 50.

en forme de feuilles dont le bord antérieur présente quelques saillies, regardées par cet auteur comme des indices de ramification.

D'autre part, d'après Schimkewitsch, tandis que les tubes médians possèdent des épines jusqu'à leurs extrémités, au contraire, pour les tubes latéraux, la partie terminale, constituée par un léger renflement qui se prolonge en pointe, est privée d'épines.

L'action de la potasse caustique bouillante, employée pour l'étude de l'appareil trachéen, laisse en effet subsister, dans les tubes latéraux, au delà de la région pourvue d'épines, une pointe formée de chitine amorphe, c'est-à-dire où les épines font défaut, comme l'indique la figure 1 de la planche VII et ainsi que je l'ai vu pareillement chez les *Tagenaria*, *Coelotes*, etc.

Mais, contrairement à ce que dit Schimkewistch, c'est également vrai pour les tubes médians. Dans les mêmes conditions j'ai trouvé qu'eux aussi se prolongent par une partie chitineuse sans aucun ornement : c'est ce que montre la figure 3 de la planche VI chez l'Épeire et ce que j'ai aussi observé chez beaucoup d'autres Araignées (Pl. V, fig. 1) et surtout d'une façon très nette chez les Théridiides (fig. 34 et 35).

Comme on le voit dans toutes ces figures, sous l'action de la potasse cette pointe chitineuse se montre déchiquetée et et cette apparence donne déjà à penser qu'il y a eu là rupture et que les trachées ne se terminent pas librement.

J'ai continué cette étude de la terminaison des trachées plus particulièrement sur l'Epeire, *Araneus* (*Epeira*) *diadematus* Cl., et sur une espèce voisine *A*. (*Zilla*) *x-notatus* Cl.

Dans l'emploi de la méthode des coupes, on rencontre ici les inconvénients inhérents à la présence de la chitine, surtout par suite de l'existence des épines jusqu'à l'extrémité des troncs trachéens. Cependant on peut sans grande difficulté par ce procédé, suivre le trajet des trachées et, pour les tubes internes relativement larges, constater comment ils finissent. Mais pour les tubes externes, leurs terminaisons se faisant, ainsi que nous le verrons plus loin, tout contre le tégument et en des points où il est particulièrement chitinisé, où par suite des déchirures se produisent facilement, l'emploi des coupes ne m'a pas fourni de résultats probants. Seules, la dissection et l'observation directe au microscope, rendue toutefois ici assez difficile par l'épaisseur des téguments et l'extrême finesse des tubes trachéens pour que j'aie dû poursuivre mes recherches sur une centaine d'exemplaires, m'ont permis d'élucider la question.

Il est d'abord nécessaire de rappeler quelques points de l'anatomie de l'Epeire.

Dans l'intérieur de l'abdomen il existe, de chaque côté et l'un à la suite de l'autre, trois tendons (substance conjonctive chitinisée) résultant de la coalescence des extrémités

tendineuses de différents muscles. Du tendon moyen, qui seul nous intéresse ici, partent : 1° un muscle dorsal, allant s'insérer sur les téguments de la face dorsale ; 2° un muscle longitudinal, allant au tendon postérieur et de là jusqu'aux filières ; 3° des muscles ventraux, s'attachant à la paroi ventrale de l'abdomen (Pl. V, fig. 1).

D'autre part, on trouve sous les téguments abdominaux une couche constituée par un réseau de faisceaux de fibres, regardées comme musculaires jusqu'à Causard [96] qui a reconnu qu'elles étaient en réalité conjonctives et formaient avec la membrane conjonctive (cuticule interne de Graber) limitant à l'intérieur la couche chitinogène, le *sac conjonctif abdominal*. Ces faisceaux s'insèrent par leurs extrémités sur les téguments. Leurs points d'insertion, comme ceux du reste des muscles dorsaux et ventraux, apparaissent sous forme de taches plus ou moins rondes, couvertes d'épaississements qui s'entre-croisent de façon à déterminer une quantité d'espaces aréolaires (C. Vogt et Yung). A la face ventrale de l'abdomen et suivant les zones plus claires qui limitent chez l'Epeire la partie médiane pigmentée en noir, on trouve de chaque côté une série longitudinale de ces taches aréolaires, constituant un bourrelet tendineux (Pl. VII, fig. 2). De ces taches partent les faisceaux conjonctifs ; ils se réunissent les uns aux autres, de manière à constituer un réseau et convergent vers certains points de la région dorsale où ils viennent s'insérer ; ils se rattachent du reste également aux téguments, à tous leurs points de croisement ou de réunion, qui sont indiqués, comme leurs points d'insertion dorsaux, par des taches aréolaires (1). Les plus grandes de ces taches, correspondant aux muscles dorsaux, sont indiquées extérieurement par les six points enfoncés bien nets de la paroi dorsale de l'abdomen des Epeirides.

Dans leur ensemble la direction des faisceaux conjonctifs est ainsi dorso-ventrale, sauf pour un faisceau *Fl* (Pl. VII,

(1) Pour plus de détails, voir le mémoire de Causard [96].

fig. 4) qui s'étend longitudinalement au-dessus des insertions ventrales des autres.

Pour ce qui concerne d'abord les tubes trachéens médians, leur trajet est court et facile à suivre : ils s'enfoncent à l'inrieur du corps en passant entre les glandes séricigènes et les faisceaux musculaires longitudinaux et ventraux, au milieu desquels ils paraissent se perdre. Si on détache alors le tendon moyen de l'abdomen avec ses muscles et qu'on écarte leurs faisceaux, on suit aisément la trachée, et on voit son prolongement dépourvu d'ornements venir se confondre avec ce tendon sous forme de fibres tendineuses plus ou moins chitinisées (Pl. V, fig. 3) et, par conséquent, plus ou moins respectées quand on fait agir la potasse ; ces fibres entourent, principalement du côté dorsal, toute l'extrémité de la trachée dont la cavité cesse dans les saillies terminales offrant un contour très net grâce à la présence de leurs épines (Pl. VI, fig. 4, 5 et 6).

Les trachées médianes se présentent donc à nous comme des tubes chitineux creux, terminés par des fibres tendineuses et reliant au tégument ventral les tendons moyens de l'intérieur de l'abdomen.

Or, il existe sur les téguments d'autres tendons, et voici ce que dit Gaubert [**92**] de ces tendons tégumentaires : ils sont formés par des prolongements internes de la cuticule ; ils sont très allongés, cylindriques et ramifiés à leur extrémité qui est en rapport avec les fibres musculaires ; ils renferment à leur intérieur une cavité, mais il n'y en a pas de visible dans leurs ramifications ; ils sont entourés à leur origine par une couche d'hypoderme, couche qui va en diminuant graduellement d'épaisseur.

Il suffit de lire cette description pour voir que tout ceci s'applique aux trachées médianes et combien sont étroites par conséquent, les ressemblances entre elles et ces tendons tégumentaires au point de vue de l'anatomie comme de l'histologie. C'est là un sujet sur lequel nous aurons à revenir lorsque, discutant les diverses interprétations données

pour les trachées, nous aurons à parler d'une opinion de Purcell [95].

Quant aux trachées latérales, leur trajet est beaucoup plus long. Chacune d'elles, comme nous l'avons vu, prend naissance sur le vestibule sous forme d'une expansion latérale qui devient bientôt tubulaire. Elle est à son origine accompagnée d'un muscle (Pl. VIII, fig. 4 et 5), décrit par Schimkewitsch, s'insérant d'une part sur les piliers latéraux du vestibule et allant s'attacher d'autre part aux téguments avec les faisceaux du sac conjonctif abdominal. La trachée, d'abord au-dessous des glandes séricigènes (Pl. VIII, fig. 4 et 5), monte ensuite dans le foie entre les téguments et les muscles ventraux, desquels elle se trouve bientôt séparée par le faisceau conjonctif longitudinal *Fl* (Pl. VIII, fig. 6) que nous avons signalé plus haut (Pl. VII, fig. 4). Passant obliquement sous ce faisceau, elle se porte en s'insinuant dans le foie vers les flancs de l'abdomen, elle atteint ainsi et traverse la couche superficielle du foie, qui contient le pigment blanc dessinant une croix sur le dos de l'abdomen. Dès lors, elle continue son trajet entre cette couche pigmentaire dans laquelle elle est encastrée (Pl. VIII, fig. 7) et les faisceaux conjonctifs du sac abdominal doublant la peau (Pl. VII, fig. 4).

Pour pouvoir suivre la trachée, il est donc nécessaire, l'animal ayant été ouvert par la face dorsale, de se débarrasser, avec un pinceau, du foie, y compris sa couche pigmentaire, sans cependant toucher à la trachée : c'est une opération délicate, étant donné de plus que, dans l'observation au microscope, pour laquelle la finesse du tube trachéen exige de forts grossissements (oculaire 5 et objectif 7 de Leitz), le peu de transparence des téguments situés sous la trachée est diminué encore d'abord par la présence des faisceaux conjonctifs doublant la peau et ensuite par l'existence du pigment noir qui est concentré chez l'Epeire dans la couche chitinogène. On rencontre moins de difficulté chez la Zilla à cause de la moindre épaisseur de ses téguments.

J'ai pu constater ainsi que la trachée latérale accompagne les faisceaux du sac conjonctif qui convergent vers la face dorsale : elle se termine dans cette région par un prolongegement tendineux (c'est la partie sans épines indiquée par Schimkewitsch) qui vient se perdre au milieu des faisceaux conjonctifs et s'attacher avec ceux-ci sur une des impressions marquant leurs points d'insertion au tégument (Pl. VII, fig. 2 et 3); chez la Zilla, cette impression est celle qui se trouve la plus voisine de la grande tache aréolaire où aboutit le muscle dorsal supérieur (Pl. VII, fig. 4 et 5). Dans ce prolongement tendineux la région pourvue d'épines se termine par une extrémité arrondie dans laquelle finit la cavité de la trachée (Pl. VII, fig. 1).

En résumé, comme on le voit, la terminaison des trachées chez ces Aranéides se fait donc toujours par des extrémités tendineuses plus ou moins chitinisées, qui s'attachent sur les tendons moyens de l'abdomen pour les tubes internes, sur les insertions dorsales tégumentaires des faisceaux du sac conjonctif abdominal pour les tubes externes.

Après avoir ainsi fait l'étude complète des trachées chez l'espèce que nous avons prise comme type, nous allons passer en revue les diverses formes que peut présenter l'appareil trachéen chez les Aranéides.

CHAPITRE II

DESCRIPTION DE L'APPAREIL TRACHÉEN DANS LES DIFFÉRENTES FAMILLES

Pour l'étude de l'appareil trachéen dans les différentes familles d'Aranéides, il ne faut pas songer à grouper celles-ci dans un ordre corrélatif des variations de cet appareil ; en effet, et ce sera précisément une des conclusions de ces observations, il n'y a chez une Araignée aucun rapport entre la forme de ses trachées et les affinités que lui assignent

ses autres caractères. Nous suivrons la classification que donne Eug. Simon dans son *Histoire naturelle des Araignées*, 2e édition (1), et qui rapproche les unes des autres les familles offrant des liens de parenté.

Le premier sous-ordre, *Araneæ theraphosæ*, comprend trois familles : *Liphistiidæ*, *Avicularidæ*, *Atypidæ*, dont toutes les formes possèdent quatre poumons et n'ont pas de trachées.

Examinons donc successivement les différentes familles du deuxième sous-ordre, *Araneæ veræ*.

FAMILLE DES HYPOCHILIDÆ

Cette famille renferme deux genres *Hypochilus* et *Ectatosticta*, tous deux très rares, dont je n'ai pu par suite étudier aucun individu.

Elle est une des plus intéressantes au point de vue qui nous occupe, car elle montre de suite qu'il ne faut pas s'exagérer l'importance des différences entre les deux types de l'appareil respiratoire, poumons et trachées, ni s'appuyer sur sa forme pour la classification.

Seules en effet parmi les *Araneæ veræ*, sous-ordre dans lequel les font ranger tous leurs autres caractères, les *Hypochilidæ* ont, comme les Théraphoses, quatre sacs pulmonaires. Ici donc, vers le tiers postérieur de la face ventrale de l'abdomen, les stigmates de la deuxième paire, rapprochés et reliés par un pli transverse profond (E. Simon, t. I, p. 201) (tandis qu'ils sont largement écartés chez les Théraphoses) conduisent dans des poumons et non dans des trachées, que nous allons trouver au contraire chez les autres *Araneæ veræ*.

(1) En cours de publication.

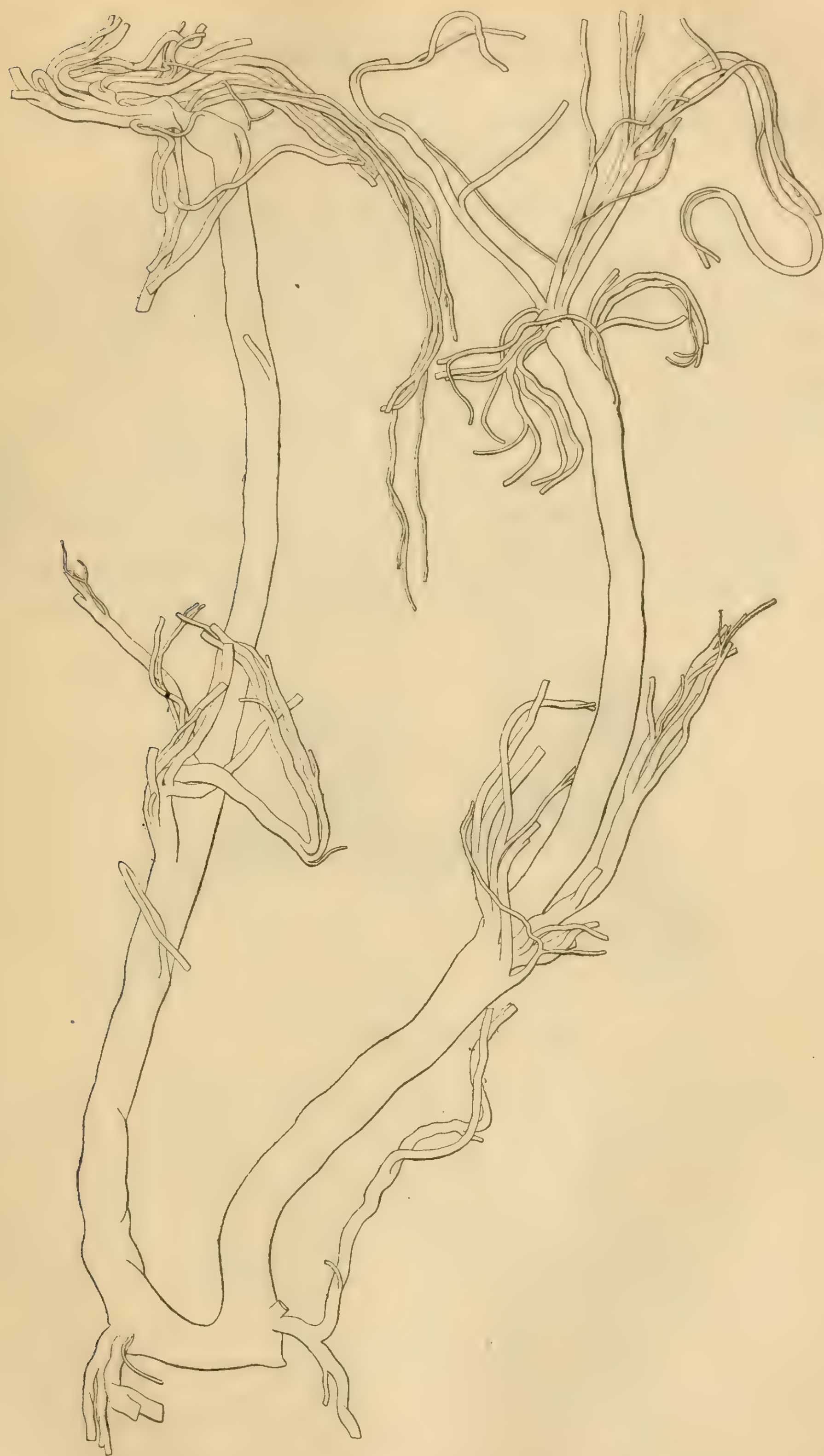


Fig. 3. — *Uloborus Walckenaerius* Latr. — Gross. 50.

FAMILLE DES ULOBORIDÆ

Espèces étudiées : *Uloborus Walckenaerius* Latr., *Miagrammopes* (une espèce du Natal), *Dinopis lamia* Mac Leay.

Les *Uloboridæ* vont nous offrir un premier exemple d'un fait assez fréquent et consistant en un développement variable de l'appareil trachéen dans une même famille : à côté de genres où les trachées sont bien développées, il en existe d'autres où elles sont très simples.

Bertkau [78] dans cette famille a étudié le genre *Uloborus* et il y a décrit et figuré devant le cribellum une large fente stigmatique donnant accès à un système trachéen très développé et arborescent. Cet appareil se compose en effet (fig. 3) de deux très longs troncs principaux qui partent

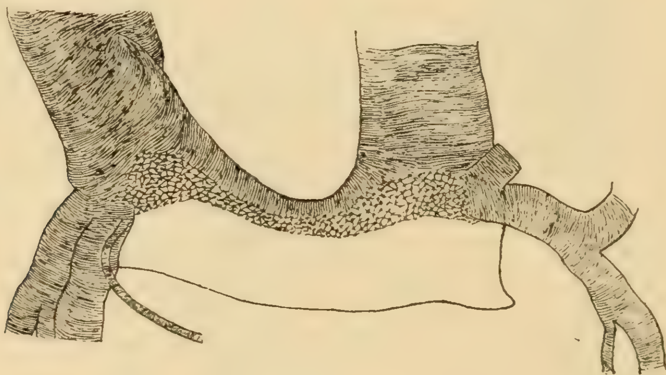


Fig. 4. — Vestibule trachéen d'*Uloborus*. — Gross. 110.

d'un vestibule très surbaissé, émettent d'abord dès leur origine de chaque côté deux grosses branches ramifiées, puis vers leur milieu un paquet de nombreux rameaux et enfin pénètrent dans le céphalothorax où ils se terminent en branches arborescentes, le tout possédant un fil spiral même dans les plus fins tubules.

J'ai trouvé un appareil également très développé avec deux troncs principaux arborescents chez les *Miagrammopes*, qui sont le type d'une autre tribu d'Uloborides, avec cette différence toutefois que les branches moyennes sont bien moins



Fig. 5. — *Miagrammopes.* — Gross. 40.

nombreuses (fig. 5). De plus, le fil spiral, qui renforce intérieurement la paroi trachéenne, et qui est très fin et à tours très rapprochés chez l'Ulobore, est ici beaucoup plus gros et ses tours sont plus écartés, tout en contractant du reste également dans les deux cas des anastomoses entre eux. Chez ces deux genres, d'ailleurs, ce fil spiral est soudé directement à la cuticule sans y être, ainsi qu'on le voit chez d'autres Araignées, rattaché par l'intermédiaire d'épines; cependant

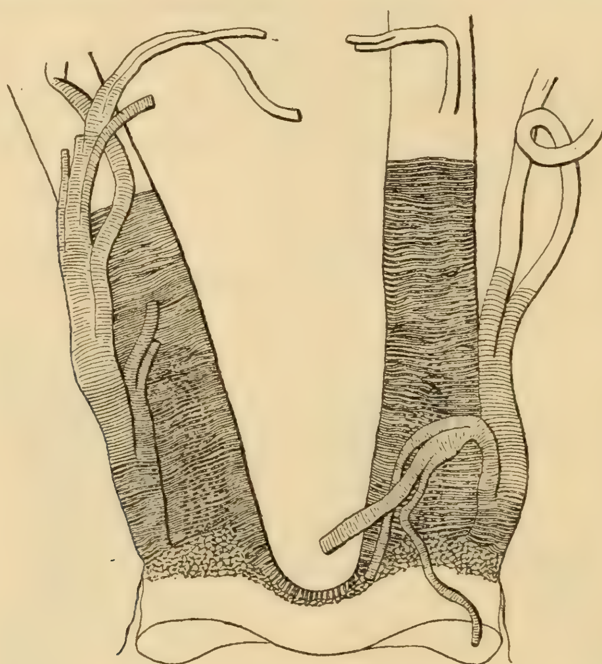


Fig. 6. — Vestibule trachéen de *Miagrammopes*. — Gross. 110.

à l'origine des troncs, des épines ramifiées forment un réseau qui se continue à la partie supérieure du vestibule, soutenu en outre, comme il l'est toujours, par deux piliers de renforcement.

Mais dans le genre *Dinopis*, type d'une troisième tribu, j'ai observé, contrairement aux appareils précédents, un système trachéen très simple semblable à celui de l'Epeire. Ici, en effet, le stigmate, situé également près du cribellum, conduit dans un vestibule où ne débouchent que quatre tubes limités à l'abdomen et sans ramification (fig. 7). Ces tubes, renforcés intérieurement par des épines chitineuses,

sont tous les quatre longs et grêles, et partent de la chambre post-stigmatique deux par deux à droite et à gauche, au lieu

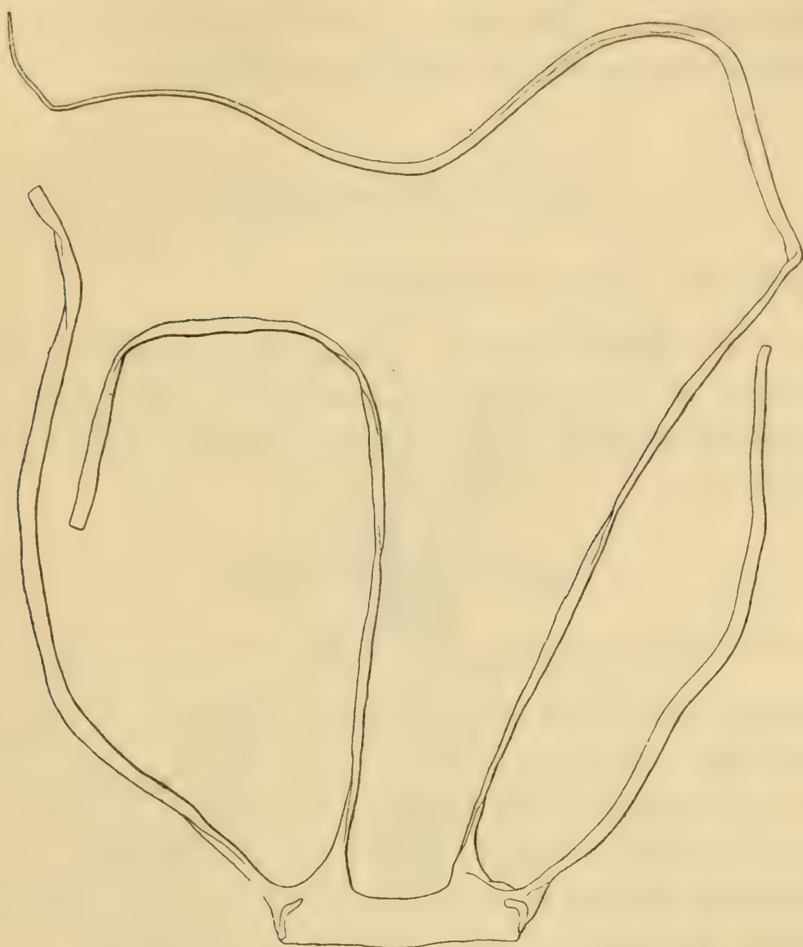


Fig. 7. — *Dinopis lamia* Mac Leay. — Gross. 70.

de la disposition, d'ailleurs plus rare, de l'Epeire où nous avons vu deux étroits tubes latéraux et un tronc médian se divisant en deux tubes plus larges et plus courts.

FAMILLE DES PSECHRIDÆ

Espèce étudiée : *Psechrus argentatus* Doleschall.

Chez les *Psechrus*, qui constituent l'un des deux genres composant cette famille, j'ai trouvé qu'au stigmate près du cribellum vient déboucher un système semblable au précédent,

c'est-à-dire de quatre tubes simples. Ici, comme chez l'Epeire et le Dinopis, et, disons-le une fois pour toutes, lorsque dans une espèce l'appareil trachéen est réduit à ces quatre tubes, ils sont limités à l'abdomen et leur appareil de soutien est constitué simplement par des épines chitineuses.

FAMILLE DES ZOROPSIDÆ

Espèce étudiée : *Zoropsis ochreata* C. Koch.

Dans cette famille qui ne comprend que quatre genres, les *Zoropsis* m'ont présenté également la même disposition d'un appareil réduit à quatre longues trachées grêles et sans ramification.

FAMILLE DES DICTYNIDÆ

Espèces étudiées : *Amaurobius ferox* Walck., *Dictyna viridissima* Walck.

Ici nous retrouvons côte à côte des formes où l'appareil trachéen est compliqué et d'autres où il est très peu développé, ce que Bertkau [**72** et **78**] avait du reste observé et ce qui l'avait amené à établir pour elles d'après ce caractère deux familles distinctes, les *Amaurobiidæ* et les *Dictynidæ*.

En effet, chez les *Amaurobius*, la fente stigmatique étroite près du cribellum donne accès à un système réduit aux quatre tubes simples ordinaires, c'est-à-dire limités à l'abdomen et pourvus d'épines.

Chez les *Dictyna* (fig. 8), au contraire, ce stigmate, à la même place, mais en forme de fente élargie à ses extrémités, conduit dans un vestibule très peu élevé, avec ses piliers chitineux latéraux, et d'où partent deux troncs principaux. Ceux-ci présentent des ramifications qui offrent un aspect particulier. Au lieu de branches arborescentes, ce sont des bouquets de fins tubules qui ne se ramifient pas à leur tour. Bertkau mentionne l'existence de ces tubules seulement en trois places où des saillies constitueraient autant de petits



Fig. 8. — *Dictyna viridissima.* Walck. — Gross. 35.

rameaux. Ils m'ont paru naître un peu partout : vers le milieu du tronc pourtant ils partent d'une courte branche très nette. Enfin les troncs principaux s'engagent dans le pédicule et se terminent dans le céphalothorax par des faisceaux de tubules. La paroi de ces troncs principaux est renforcée par un fil spiral dont les tours s'anastomosent en réseau et qui n'est pas soudé à la cuticule, mais lui est rattaché par des épines comme nous le verrons chez les Dysdères.



Fig. 9. — Vestibule trachéen de *Dictyna*. — Gross. 70.

Dans les genres *Lathys (Lethia)* et *Argenna* le système trachéen est construit de même d'après Bertkau [**78** et **83**].



Fig. 10. — *Œcobius cellulariorum* Dugès. — Gross. 100.

FAMILLE DES ŒCOBIIDÆ

Espèces étudiées : *Œcobius cellulariorum* Dugès, *Œ. annulipes* Luc.

Chez les *Œcobius*, le seul genre qui compose cette famille, j'ai observé un appareil trachéen méritant quelque attention. Le stigmate situé devant le cribellum et présentant une lèvre supérieure fortement chitinisée très nette, donne accès dans un vestibule où s'ouvrent

quatre tubes. Mais tandis que les tubes externes restent grêles et sans ramification, les tubes internes s'élargissent et se terminent dans l'abdomen par une bifurcation dont les deux branches, assez longues et paraissant rester simples chez l'*Œ. annulipes*, se ramifient, bien que très peu, chez l'*Œ. cellulariorum* (fig. 10). En tout cas, ces branches sont intéressantes, car elles correspondent à une accentuation évidente du commencement de ramification qu'indiquent chez les Epeires et les Zilla les petites saillies de l'extrémité des tubes médians.

FAMILLE DES ERESIDÆ

Espèces étudiées : *Stegodyphus lineatus* Latr., *Eresus Lucasi* E. Sim.

Dans cette famille, d'après Bertkau [78], le système trachéen est formé par quatre tubes presque arrêtés dans leur développement. J'y ai trouvé les quatre trachées simples ordinaires débouchant dans un vestibule, qui s'ouvre en avant du cribellum par un stigmate très peu étendu transversalement et entouré d'un cadre chitineux.

FAMILLE DES FILISTATIDÆ

Espèces étudiées : *Filistata testacea* Latr., *F. capitata* Hentz.

Chez la *Filistata capitata*, d'après Geo. Marx [88], il y aurait, immédiatement après les deux stigmates pulmonaires, deux stigmates trachéens extrêmement petits, très écartés transversalement et cachés au fond d'un pli transverse droit et profond, parallèle au pli épigastrique, et, si l'on s'en rapporte aux figures données par cet auteur (*in* E. Simon, t. I, fig. 216 et 217), chacun d'eux conduirait à une trachée avec fil spiral.

Ces indications sont en désaccord avec mes observations qui ont porté sur les *F. capitata* et *F. testacea*.

D'abord, en réalité, au lieu de deux stigmates, on trouve une fente unique, étendue dans le sens transversal, plus ou

moins légèrement dilatée à ses extrémités, et située à peu près à égale distance du cribellum et du pli épigastrique, c'est-à-dire plus éloignée des poumons qu'il n'est dit ci-dessus, mais cependant beaucoup moins reculée vers l'extrémité

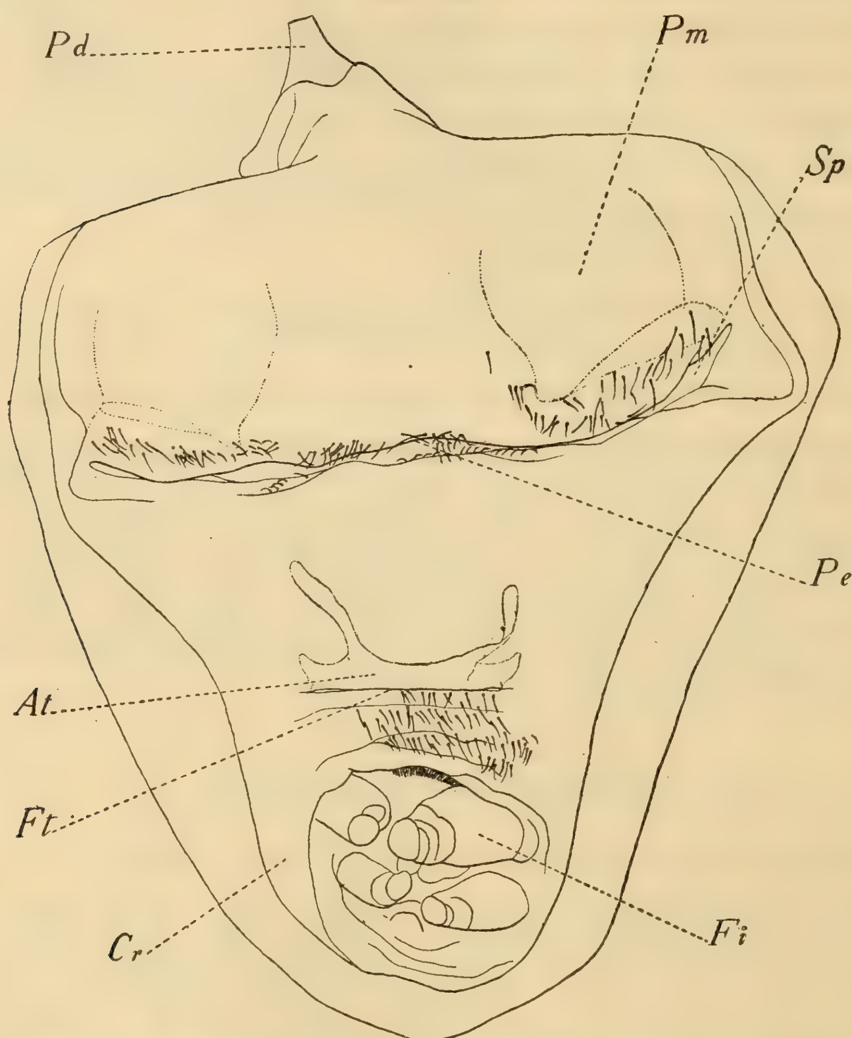


Fig. 11. — *Filistata testacea* Latr. Face ventrale de l'abdomen. — Gross. 20.

postérieure du corps que dans les genres précédents (fig. 11).

Et, quant à l'appareil (fig. 12) dans lequel ce stigmate donne accès, il se fait remarquer tout spécialement par sa très grande réduction. En effet, il existe bien une chambre post-stigmatique, soutenue d'ailleurs par deux piliers chitineux à droite et à gauche. Mais, au lieu de se continuer par

les tubes que l'on rencontre dans la majorité des Araignées, elle présente simplement quatre courtes saillies dont les deux médianes se détachent par une base commune.

De ces quatre prolongements, les deux latéraux ont leur paroi chitineuse renforcée intérieurement par des épines, au lieu du fil spiral dessiné par Géo. Marx, et, s'ils sont excessivement courts, ce n'est que par cette faible longueur

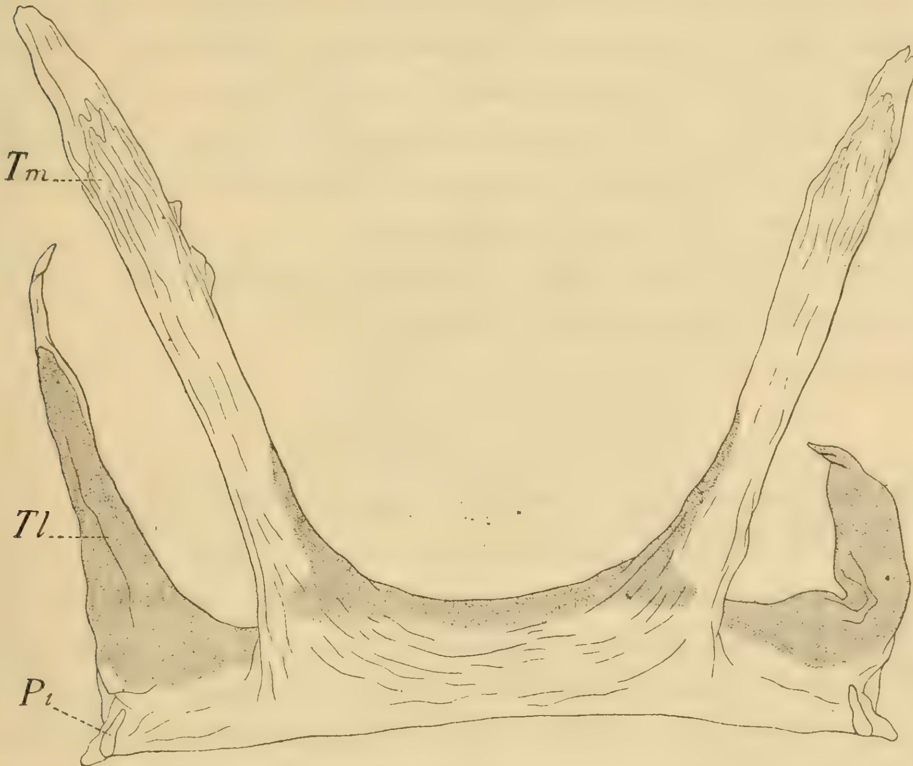


Fig. 12. — *Filistata capitata* Hentz. Appareil trachéen. — Gross. 100.

qu'ils diffèrent des trachées externes de l'Epeire par exemple ; comme pour ceux-ci, du reste, ainsi que le montre la figure 12, l'action de la potasse laisse plus ou moins subsister à leur extrémité un lambeau tendineux dans lequel on distingue nettement la terminaison de la partie pourvue d'épines. La petitesse de ces tubes externes peut s'expliquer par la position du stigmate rejeté ici moins loin en arrière, et leur homologie avec ceux correspondants de l'Épeire s'établit sans difficulté.

Quant aux deux saillies médianes un peu plus longues,

elles offrent un aspect différent : leur paroi chitineuse est mince, sans épines de renforcement, qui n'existent du moins que tout près du vestibule. Sous l'action de la potasse ces saillies se montrent déchiquetées à leurs extrémités, tandis que çà et là se voient des restes de parties tendineuses plus ou moins chitinisées : bref, ce sont nettement des tendons. Les tubes médians, existant habituellement, et déjà plus courts chez l'Épeire que les latéraux, n'ont donc plus ici pour représentant que leur prolongement terminal tendineux, par absence de toute la partie pourvue d'épines qui d'ordinaire est intercalée entre celui-ci et le vestibule, c'est-à-dire, en un mot, que les trachées internes se réduisent chez les Filistates à des tendons.

Nous rencontrons donc ici pour la première fois un système trachéen très peu développé.

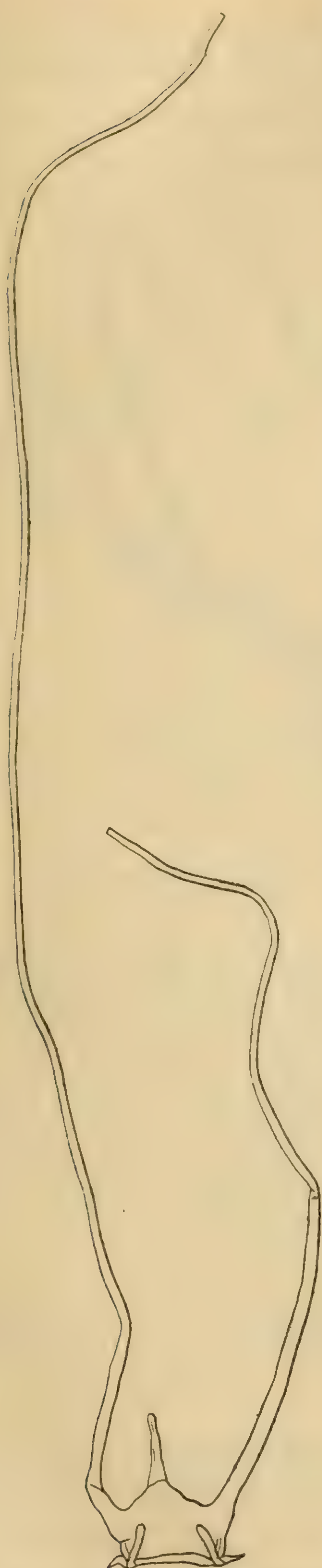
FAMILLE DES SICARIIDÆ

Espèces étudiées : *Scytodes Bertheloti* Luc., *Loxosceles rufescens* L. Duf., *Diguetia canities* Mac Cook.

Dans cette famille nous allons trouver également des trachées plus ou moins rudimentaires.

D'après Bertkau [76 et 78] chez les *Scytodes* (fig. 13 et 14), du vestibule trachéen, qui s'ouvre à une fente étroite située devant les filières, ne partent que deux tubes externes grêles, et les deux tubes médians subissent un arrêt de développement. A la place de ces derniers en effet, on ne voit s'élever sur la chambre post-stigmatique qu'une petite apophyse tendineuse, d'ailleurs sans aucunes épines ; ici on n'a donc qu'une saillie médiane unique, au lieu de deux comme chez les Filistates, mais, en revanche, le stigmate étant descendu près des filières, les tubes externes se sont allongés et ont des dimensions normales.

Chez les *Loxosceles* (fig. 15), où le stigmate trachéen occupe la même position, j'ai observé de même sur la ligne médiane du vestibule une apophyse unique, mais ici elle est assez



grande et, ses parois étant renforcées par des épines, elle offre l'aspect d'un tube à l'extrémité duquel s'attache une partie tendineuse : ce tube représente le fond de la chambre post-stigmatique de la Scytode, qui s'est allongé en conservant à son sommet l'apophyse tendineuse terminale. D'autre part, sur les côtés, au lieu de tubes grêles, le vestibule donne naissance à des branches bien développées, quoique en petit nombre, dont une première se détache isolément tout près de la base de l'apophyse médiane (1). Nous avons donc là un système plus différencié que celui de la Scytode.

Au contraire chez les *Diguetia* (de la sous-famille des *Periegopinæ*) je n'ai pu trouver aucune trace d'appareil

(1) La figure 15 a été combinée d'après des dessins se rapportant à deux individus, ce qui explique l'inégalité du nombre des branches à droite et à gauche.

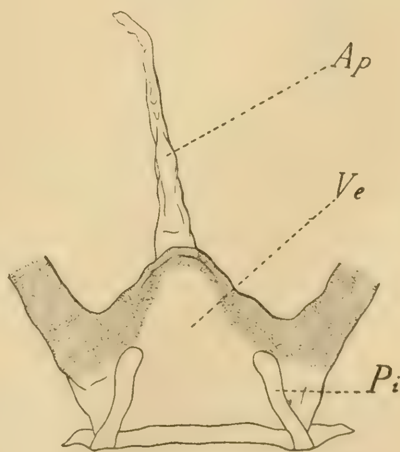


Fig. 13. — *Scytodes Bertheloti* Luc. — Gross. 75.

Fig. 14. — Vestibule trachéen de *Scytodes*. Gross. 150.

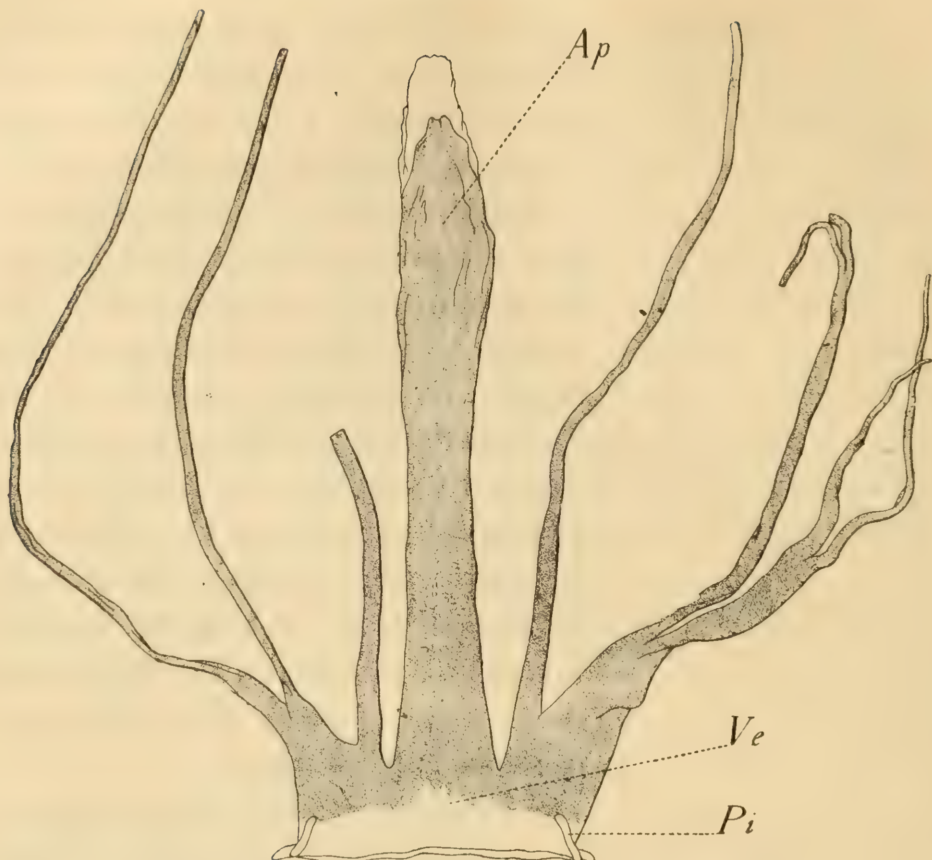


Fig. 15. — *Loxosceles rufescens* L. Duf. — Gross. 50.

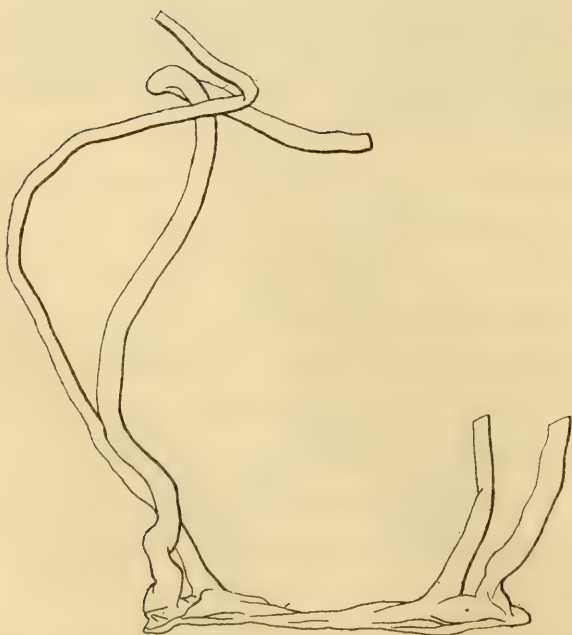


Fig. 16. — *Leptoneta microphthalma* E. Sim. — Gross. 225.

trachéen qui manquerait donc ici complètement, l'arrêt de développement admis par Bertkau s'étant étendu même aux tubes externes.

FAMILLE DES LEPTONETIDÆ

Espèce étudiée : *Leptoneta microphthalma* E. Sim.

J'ai observé chez les *Leptoneta* (fig. 16) que le stigmate, situé près

des filières et ayant la forme d'une fente très étendue transversalement, conduit dans un vestibule qui se réduit à un pli peu profond du tégument et d'où partent, groupés par deux à chacune de ses extrémités, les quatre tubes grêles ordinaires.

FAMILLE DES OONOPIDÆ

Espèces étudiées : *Oonops pulcher* Templeton, *Dysderina loricata* E. Sim.

L'étude de l'appareil trachéen est très difficile chez ces

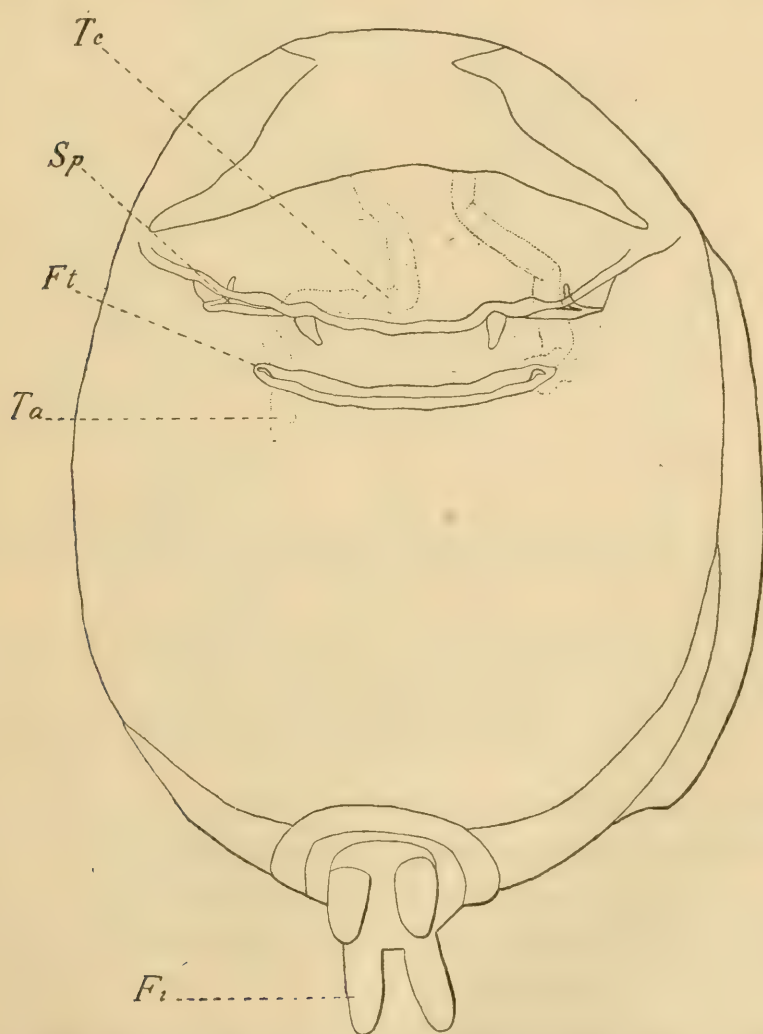


Fig. 17. — *Dysderina loricata* E. Sim. Face ventrale de l'abdomen. — Gross. 110.

Araignées : elles sont, en effet, de toute petite taille (2 millimètres en moyenne) et de plus leurs téguments forte-

ment chitinisés, au moins en partie, sont presque absolument opaques.

Bertkau [78] les rangeait parmi les Dysdérides avec lesquels leur appareil trachéen offre de grands rapports. Il décrit chez les *Oonops*, derrière les stigmates pulmonaires, deux stigmates trachéens conduisant dans deux troncs principaux.

Au lieu de deux stigmates séparés, j'ai observé, près des

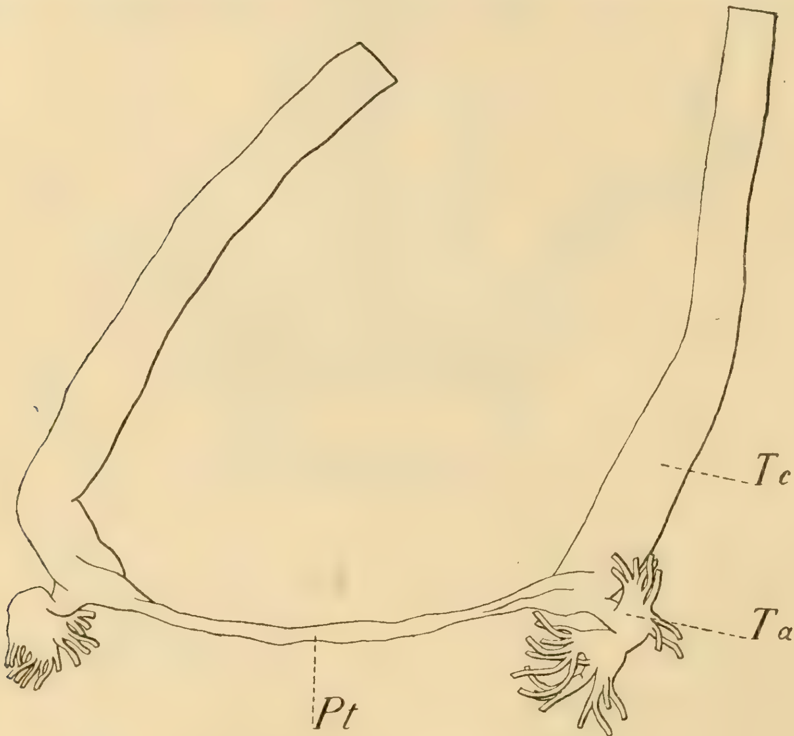


Fig. 18. — Appareil trachéen (face dorsale) de *Dysderina*. — Gross. 200.

poumons, une fente transversale dilatée à ses extrémités en deux orifices. Chez les *Oonops* c'est isolément que chacun de ces orifices présente deux lèvres fortement chitinisées (fig. 19). Chez les *Dysderina* toute la fente est entourée d'un cadre chitineux continu (fig. 17).

Cette fente donne accès dans un pli peu profond du tégument, qui se prolonge à ses extrémités par les deux troncs indiqués par Bertkau (fig. 18 et 19). Ceux-ci présentent le même mode d'ornementation que chez la Dyctine, c'est-à-

dire des épines dont les sommets sont réunis par un fil spiral.

Je pense avec Bertkau que ces deux troncs se résolvent vraisemblablement dans le céphalothorax en un bouquet de fins tubules. Mais cet auteur ajoute qu'ils ne se ramifient

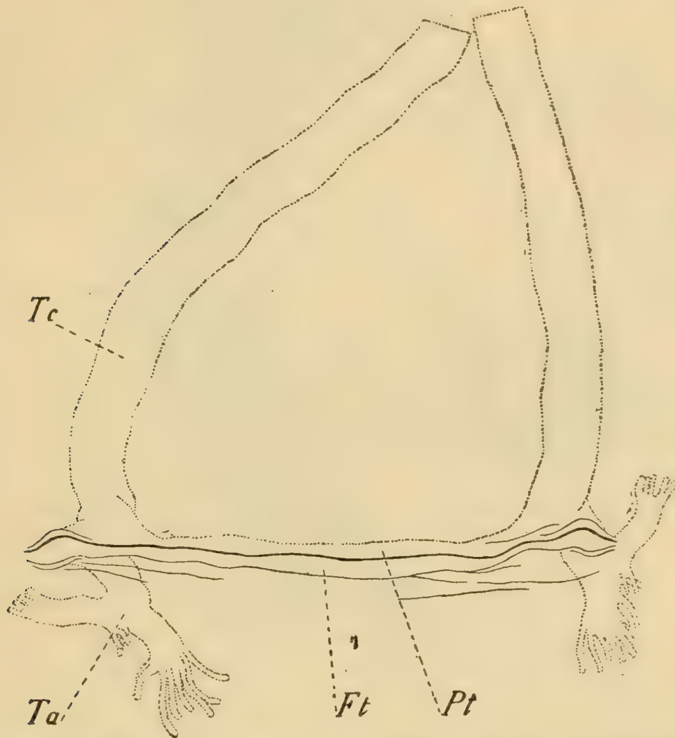


Fig. 19. — *Oonops pulcher* Templeton. Appareil trachéen (face ventrale). — Gross. 225.

pas dans l'abdomen : or j'ai vu s'en détacher, dès leur origine, de courts troncs abdominaux qui se divisent presque immédiatement en deux faisceaux de tubules.

FAMILLE DES HADROTARSIDÆ

Cette famille ne renferme que deux genres rarissimes, pour lesquels les auteurs ne donnent pas de renseignement bien précis sur le nombre même des stigmates : il y aurait cependant un stigmate trachéen près des filières (E. Simon, t. I, p. 260).



Fig. 20. — *Dysdera crocata* C. Koch. — Gross. 20.

FAMILLE DES DYSDERIDÆ

Espèces étudiées : *Dysdera crocata* C. Koch, *Segestria florentina* Rossi.

C'est dans cette famille que les trachées ont été découvertes pour la première fois chez les Araignées par Léon Dufour en 1834 et par Dugès [**35**].

Immédiatement derrière les stigmates pulmonaires se trouvent deux stigmates trachéens bien nettement séparés

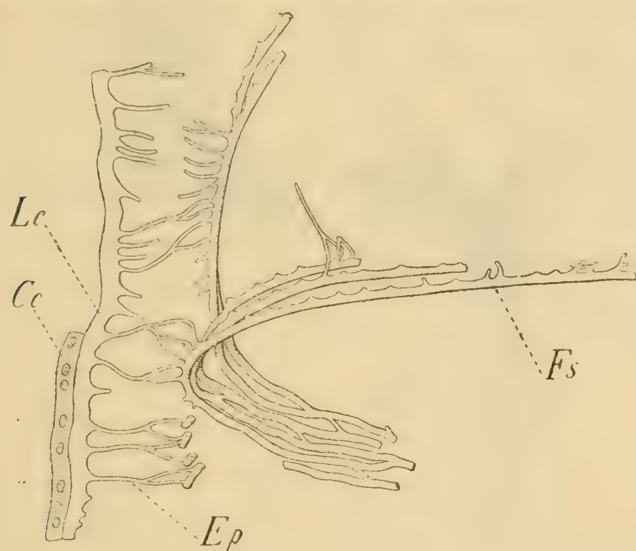


Fig. 21. — Fragment de l'appareil de soutien du tronc trachéen principal de *Dysdera*. — Gross. 300.

et entourés chacun d'un cadre chitineux. Ils mènent dans un appareil qui a été décrit exactement par Bertkau [**72**].

Chez les *Dysdera* (fig. 20) chaque stigmate conduit dans une poche très courte d'ou partent : 1° dirigé en avant, un *tronc principal* ou *céphalothoracique*, qui, après avoir traversé le pédicule, se termine dans le céphalothorax par une extrémité renflée émettant un très grand nombre de fins tubules non ramifiés; et 2° dirigé en arrière, un petit diverticule de forme allongée, le *tronc abdominal*, donnant des tubules par toute sa surface. La paroi chitineuse de ces troncs est renforcée par des épines ramifiées, dont les branches, dans le tronc principal, se fusionnent en un gros fil spiral : ses



Fig. 22. — *Segestria florentina* Rossi. — Gross. 16.

différents tours présentent entre eux des anastomoses et sont donc reliés à la cuticule par les épines (fig. 21). Quant aux tubules, qui pénètrent jusqu'aux parties les plus éloignées du corps sans se ramifier, mais en devenant de plus en plus fins, ils possèdent un fil spiral très délicat qui, comme l'indique Bertkau [**78**], ne se laisse apercevoir que quand il y a rupture.

Chez les *Segestria* (fig. 22), on a le même appareil, avec ces différences toutefois que le tronc abdominal est plus gros et plus court et que, le tronc principal restant tout entier à l'intérieur de l'abdomen, ce sont seulement les faisceaux de tubules émis par lui qui pénètrent dans le céphalothorax. Les parois de ce tronc principal présentent des épines qui d'après Bertkau ne seraient pas reliées entre elles. Or, au contraire, comme je l'ai constaté (fig. 23), elles sont si bien réunies à leur sommet que l'ensemble de leurs branches fusionnées forme une plaque épaisse, reliée à la cuticule par les épines comme par autant de piliers et percée de trous correspondant aux intervalles qui séparent chez la Dysdère les différents tours du fil spiral et ses anastomoses : c'est du reste le même mode d'ornementation que décrit Berteaux [**89**] dans le vestibule du poumon de la Ségestrie.



Fig. 23. — Fragment de l'appareil de soutien du tronc trachéen principal de *Segestria*. — Gross. 300.

Chez les Dysdérides nous avons donc un appareil formé de gros troncs avec bouquets de fins tubules comme chez les Oonopides et chez la Dictyne ; mais, tandis qu'il y a, près des poumons, deux stigmates complètement séparés chez les Dysdérides, réunis par un pli du tégument chez les Oonopides, au contraire il n'y a, près des filières, qu'un stigmate unique chez la Dictyne.

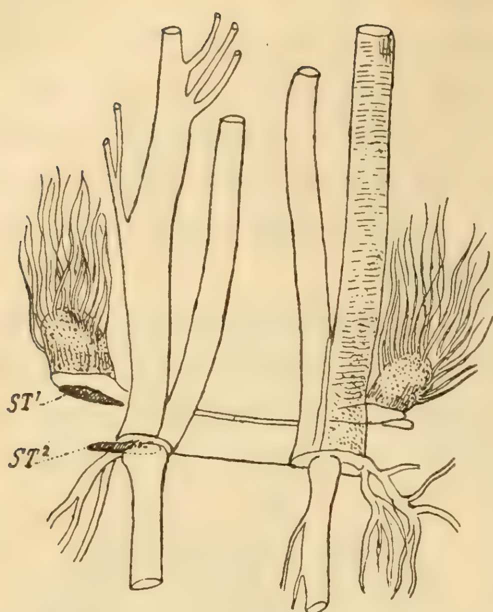


Fig. 24. — *Nops coccineus* E. Sim. Stigmates et système trachéen : ST[1], stigmate de la première paire ; ST[2], stigmate de la deuxième paire (d'après Bertkau, *in* E. Simon, t. I, fig. 295).

FAMILLE DES CAPONIIDÆ

Les *Caponiidæ*, dont je n'ai pu, à mon grand regret, étudier aucun des trois rares genres, constituent une famille du plus haut intérêt au point de vue de l'appareil respiratoire. Seuls, parmi toutes les Araignées, ils ne possèdent pas de poumons. Ils ont quatre stigmates conduisant tous dans des trachées. Bertkau (1893, in E. Simon, t. I, p. 326), qui a étudié les genres *Nops* et *Caponia*, donne la description suivante :

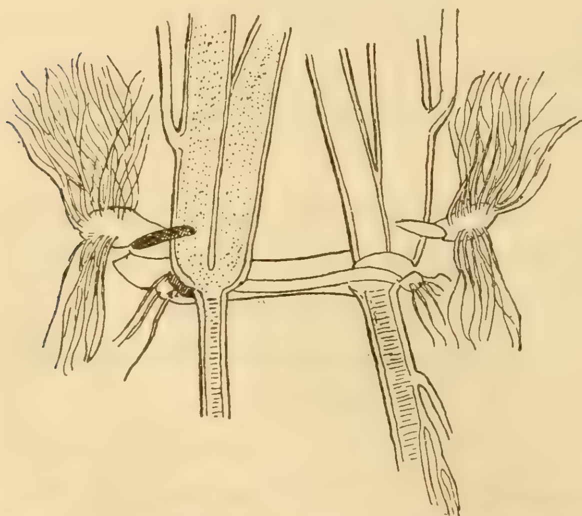
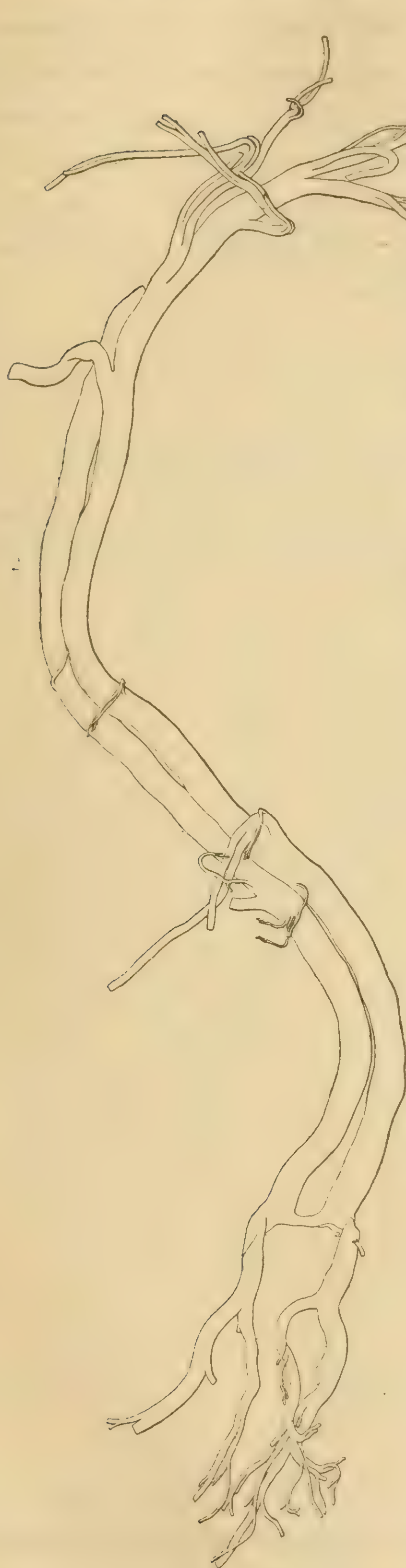


Fig. 25. — *Caponia natalensis* Cambr. Stigmats et système trachéen (d'après Bertkau, *in* E. Simon, t. I, fig. 294).

« Leur première paire de stigmates épigastriques communique avec des trachées qui consistent en un tronc principal court, qui donne naissance à de fines ramifications en forme de buissons (fig. 24, *ST*[1]); leur seconde paire de stigmates communique avec des trachées plus développées, dont les deux branches principales se dirigent parallèlement en avant où, près la base de l'abdomen, elles présentent quelques ramifications qui



s'étendent probablement dans le céphalothorax; les deux autres branches, l'une presque semblable aux antérieures, l'autre plus faible, se dirigent en arrière jusqu'à l'extrémité de l'abdomen où elles se ramifient (fig. 24, ST^2); les trachées des stigmates postérieurs ressemblent à celles des *Segestria* et *Dysdera*, elles s'en distinguent cependant en ce que le tronc antérieur (se dirigeant vers le céphalothorax) est double, tandis que dans les espèces de la famille précédente il est unique. »

FAMILLE DES PRODIDOMIDÆ

Espèce étudiée : *Prodidomus amaranthinus* Luc.

Chez les *Prodidomus* (fig. 26), constituant l'un des trois genres que comprend cette famille, j'ai observé devant les filières un stigmate thachéen menant dans

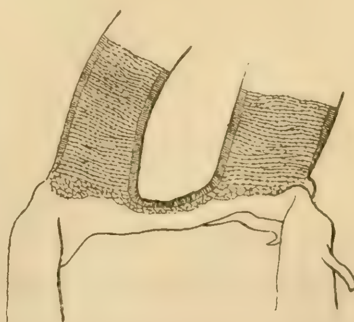


Fig. 26. — *Prodidomus amaranthinus* Luc. — Gross. 40.

Fig. 27. — Vestibule trachéen de *Prodidomus*. — Gross. 110.

un vestibule peu élevé où débouchent deux très longs troncs principaux : ceux-ci donnent de nombreuses branches ramifiées, d'abord une grosse dès leur origine, puis d'autres vers leur milieu et enfin à leur terminaison dans le céphalothorax. C'est un appareil arborescent comme chez l'Ulobore, mais il en diffère en ce que ses parois sont renforcées par des épines avec fil spiral comme chez la Dictyne.

FAMILLE DES DRASSIDÆ

Espèces étudiées : *Drassodes lapidosus* Walck., *Gnaphosa lucifuga* Latr.

Comme l'indique Bertkau [**78**], dans cette famille, qui ne correspond du reste qu'à une partie des Drassides de cet

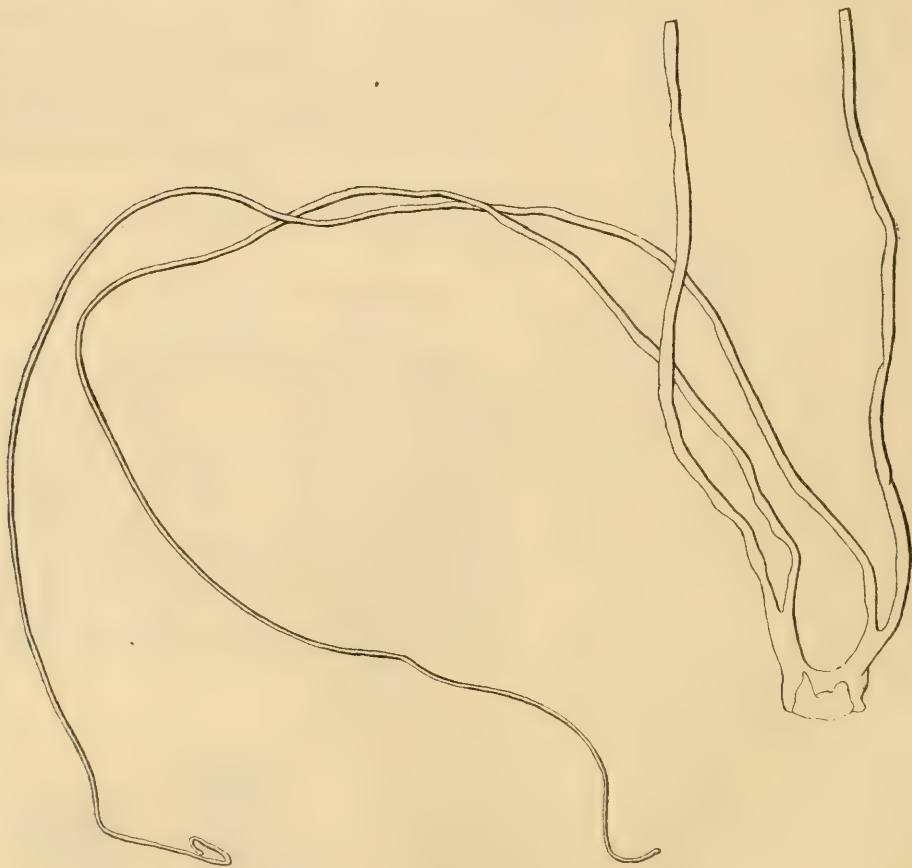


Fig. 28. — *Gnaphosa lucifuga* Latr. — Gross. 50.

auteur, nous trouvons l'appareil trachéen simple le plus habituel : un petit stigmate près des filières conduit dans un

vestibule d'où partent deux troncs qui se divisent bientôt de façon à donner les quatre longs tubes grêles ordinaires à parois garnies d'épines. Je donne (fig. 28) le dessin des



Fig. 29. — *Palpimanus gibbulus* L. Duf. — Gross. 100.

trachées de la *Gnaphosa*, car c'est un des cas peu nombreux où j'ai pu suivre jusqu'au bout les tubes médians terminés par un léger renflement.

FAMILLE DES PALPIMANIDÆ

Espèces étudiées : *Palpimanus gibbulus* L. Duf., *Otiothops amazonica* E. Sim.

Cette famille va nous offrir des résultats intéressants, car nous y rencontrons de nouveau un appareil trachéen en partie rudimentaire.

Chez les *Palpimanus* (fig. 29), d'après mes observations, au stigmate, placé devant les filières, vient s'ouvrir un vestibule qui donne deux long tubes externes non ramifiés, mais, à la place des tubes internes, on trouve seulement deux courtes apophyses médianes tendineuses et dépourvues d'épines.

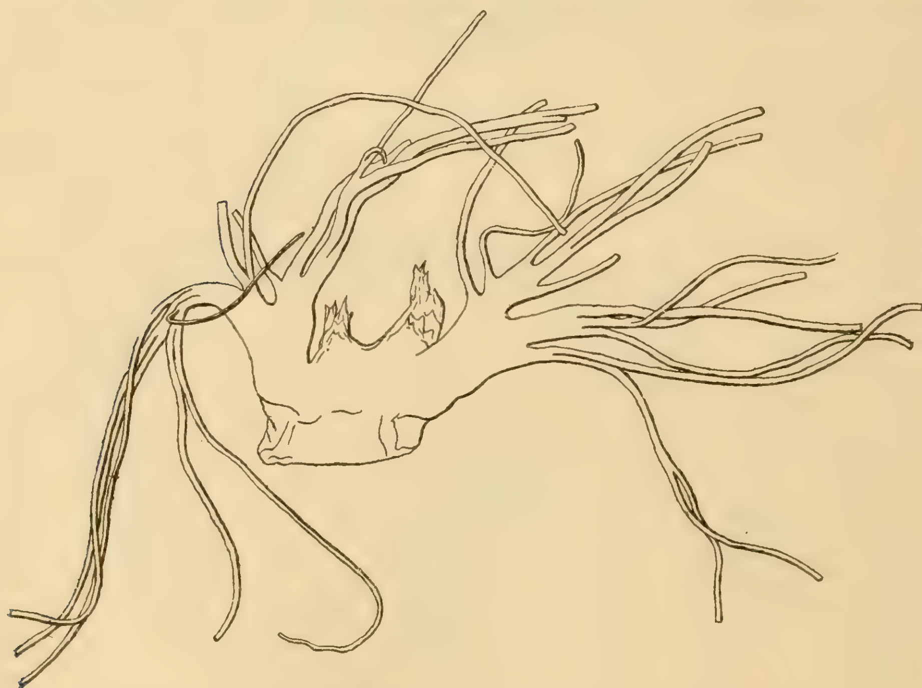


Fig. 30. — *Otiothops amazonica* E. Sim. — Gross. 160.

Chez les *Otiothops* (fig. 30) j'ai vu les tubes médians représentés de même par deux apophyses tendineuses, mais sur les côtés, au lieu de deux tubes simples, il y a deux troncs abondamment ramifiés.

Nous avons donc chez le Palpimanus et l'Otiothops des appareils comparables respectivement à ceux de la Scytode et du Loxosceles avec cette différence qu'ici nous avons deux

apophyses médianes au lieu d'une, et d'autre part avec un degré plus grand de ramification pour l'Otiothops que pour le Loxosceles.

FAMILLE DES ZODARIIDÆ

Espèces étudiées : *Zodarion elegans* E. Sim., *Storena* (*Selamia*) *reticulata* E. Sim.

Voici une famille où nous allons trouver, une fois de plus, tantôt un système trachéen compliqué, tantôt l'appareil simple ordinaire.

Chez les *Zodarion* (fig. 31) j'ai constaté que d'un vestibule très bas, débouchant au stigmate près des filières, partent deux troncs principaux avec épines et fil spiral. Ceux-ci émettent chacun à leur base un autre petit tronc ramifié, puis, sans présenter aucune branche au milieu de leur trajet, ils viennent se résoudre dans le céphalothorax par de nombreux rameaux.



Fig. 31. — *Zodarion elegans* E. Sim. — Gross. 100.

Chez les *Storena*, au contraire, j'ai observé que le vestibule très élevé et situé également près des filières, donne les quatre longs tubes simples habituels, groupés deux par deux.

FAMILLE DES HERSILIIDÆ

Espèce étudiée : *Hersilia caudata* Aud. in Sav.

Chez les *Hersilia* j'ai reconnu que le stigmate, à la même place, conduit également dans un appareil formé des quatre tubes ordinaires.

FAMILLE DES UROCTEIDÆ

Espèce étudiée : *Uroctea Durandi* Latr.

Le seul genre qui constitue cette famille m'a fourni une disposition semblable.

FAMILLE DES AMMOXENIDÆ

Je n'ai pu étudier, en raison de sa rareté, l'unique genre de cette famille. D'après E. Simon (t. I, p. 454), l'*Ammoxenus* est remarquable par la situation de son stigmate trachéen qui au lieu d'être rapproché des filières, comme dans les familles voisines, est beaucoup plus avancé et situé vers le tiers postérieur du ventre, comme nous le verrons chez l'*Anyphæna*. (Clubionide).

FAMILLE DES PHOLCIDÆ

Espèces étudiées : *Pholcus phalangioides* Fuess., *Artema mauricia* Walck. *Holocnemus rivulatus* Forskal.

Bertkau [**78**] n'a trouvé chez les *Pholcus* ni stigmate trachéen, ni trachées, et il a émis l'hypothèse qu'il y a peut-être respiration cutanée, la peau de l'abdomen possédant en beaucoup d'endroits une grande finesse.

Ce caractère a paru suffisant à Dahl [**83**] pour établir en faveur du genre Pholcus un sous-ordre particulier, celui des *Plagitelariæ*.

D'autre part, E. Simon (t. I, p. 459) dit qu'il est bien

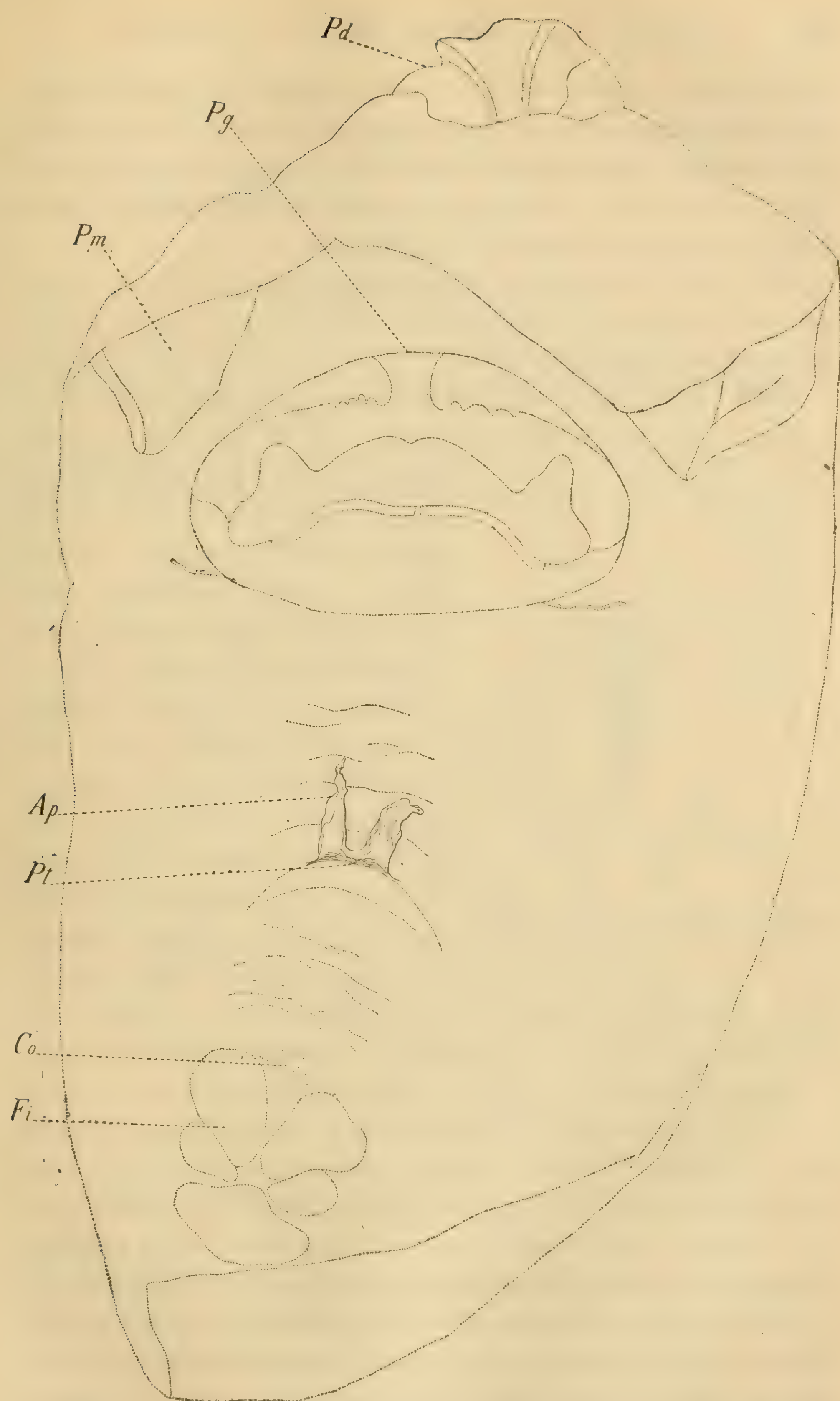


Fig. 32. — *Holocnemus rivulatus* Forskal. Abdomen ouvert par la face dorsale. — Gross. 30.

possible que ce caractère ne soit pas général dans la famille, car, dans plusieurs genres, notamment les *Smeringopus* et *Holocnemus*, on remarque, vers le tiers postérieur du ventre, un pli transverse du tégument qui pourrait bien être en rapport avec les organes respiratoires.

Chez les *Pholcus* je me suis assuré, en employant les injections d'indigo par le procédé J. Martin, qu'il y a, en effet, absence totale de trachées.

Chez les *Artema* je n'en ai pas non plus trouvé trace.

Mais chez les *Holocnemus* (fig. 32 et 33), j'ai constaté qu'au pli indiqué par E. Simon existent deux apophyses tendineuses médianes qui n'offrent aucun aspect trachéen, mais dont l'homologie ne me paraît pourtant pas douteuse : car je n'hésite pas à les regarder comme identiques aux deux saillies correspondantes que j'ai observées *à la même place* chez la Filistate, mais où elles sont de plus accompagnées de deux courts troncs latéraux absents ici. Il me semble donc que l'on doit considérer l'appareil trachéen comme réduit chez l'Holocnemus à deux apophyses tendineuses médianes qui n'existent même pas chez le Pholque et l'Artème.

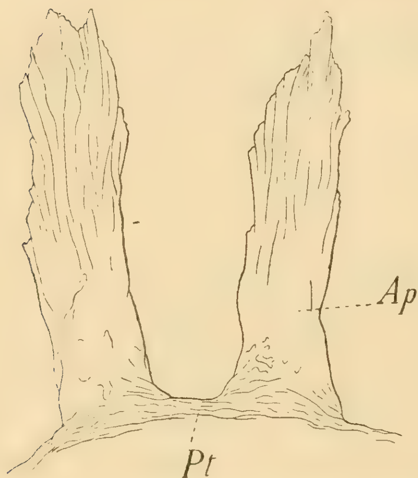


Fig. 33. — Apophyses tendineuses médianes d'*Holocnemus*. — Gross. 150.

Je ferai remarquer d'ailleurs que c'est cette comparaison avec l'appareil de la Filistate qui nous permet ici cette homologie, et qu'il ne faudrait pas évidemment prendre pour des rudiments de trachées tous les tendons : c'est ainsi par exemple que chez l'Holocnemus, l'Artème et le Pholque, il y a tout à fait en arrière, près des filières, un petit tendon impair qui n'a rien à voir avec l'appareil trachéen : il ne correspond à aucune fente et est en rapport avec les muscles du colulus.

Chez les Pholcides donc, nous trouvons un appareil trachéen qui, déjà très rudimentaire chez l'Holocnemus, où il n'est représenté que par deux tendons médians, devient nul chez l'Artème et le Pholque.

FAMILLE DES THERIDIIDÆ

Espèces étudiées : *Theridion lineatum* Cl., *Th. formosum* Cl. *Enoplognatha mandibularis* Luc., *Asagena phalerata* Panzer, *Lithyphantes paykullianus* Walck., *Pedasnostethus lividus* Blackw.

Ainsi que le dit Bertkau [**78**], dans la famille des *Théridiides* (diminuée ici des genres *Linyphia*, *Nesticus* et *Ero*,

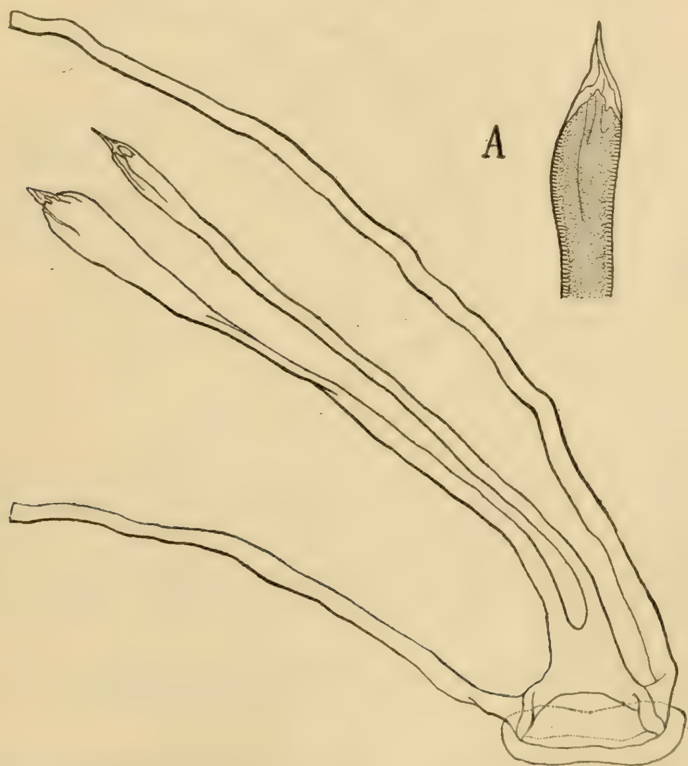


Fig. 34. — *Asagena phalerata* Panzer. — Gross. 100 ; A, extrémité de trachée médiane. — Gross. 225.

que cet auteur y comprenait), le stigmate, en forme de fente étroite devant les filières (il est entouré d'un cadre chitineux complet chez les *Asagena*), conduit dans un vestibule émettant quatre tubes simples. Ceux-ci comprennent, comme chez l'Epeire, deux courts tubes internes provenant de la division

d'un tronc médian et deux longs tubes externes grêles. Comme nous l'avons dit, c'est chez les Théridiides que l'action de la potasse laisse subsister de la façon la plus nette à l'extrémité des tubes internes, très élargie surtout chez les *Asagena* (fig. 34) et *Lithyphantes*, un prolongement

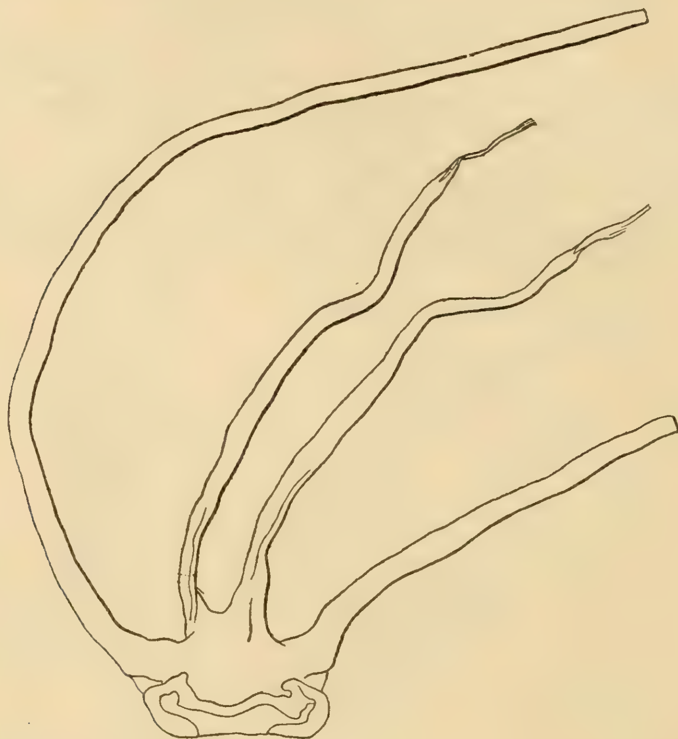


Fig. 35. — *Enoplognatha mandibularis* Luc. — Gross. 120.

tendineux particulièrement grand chez les *Theridion* et *Enoplognatha* (fig. 35).

Cet appareil normal des Theridiides présenterait pourtant deux exceptions.

D'une part, le genre *Pedanostethus* manquerait absolument de stigmates trachéens (E. Simon, t. I, p. 7). Or j'y ai observé une fente près des filières, mais elle mène dans un appareil réduit à un vestibule ne donnant que deux tubes médians sans qu'il y ait trace de tubes latéraux (fig. 36).

D'autre part, dans le genre rarissime *Tetrablemma*, deux stigmates rapprochés l'un de l'autre et situés au milieu de la face ventrale, ont été indiqués comme trachéens (E. Simon,

id.), c'est-à-dire comme correspondant à la deuxième paire d'orifices respiratoires; mais, d'après une figure donnée

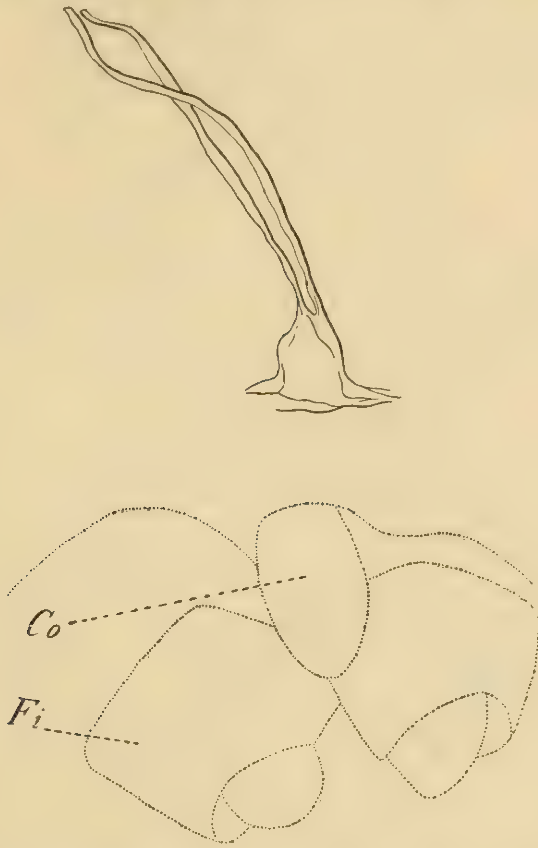


Fig. 36. — *Pedanostethus lividus* Blackw. — Gross. 150.

par Cambridge [73] ce sont probablement plutôt ceux de la première paire, c'est-à-dire les stigmates pulmonaires.

FAMILLE DES ARGIOPIDÆ

Première sous-famille. — **Linyphiinæ.**

Espèces étudiées : *Linyphia hortensis* Sund., *Erigone dentipalpis* Sund., *Microneta rurestris* C. Koch, *Nematogmus sanguinolentus* Waldk.

Cette sous-famille des *Linyphiinæ* correspond aux *Micryphantidæ* de Bertkau [72 et 78] et en plus aux *Linyphia* que cet auteur rangeait parmi les Théridiides.

Le genre *Linyphia* présente, en effet, comme les Thé-

ridiides, l'appareil trachéen ordinaire, qui est formé de quatre tubes, deux courts médians avec prolongements tendineux et deux latéraux grêles, et qui débouche à un stigmate étroit, placé devant les filières et ayant ses extrémités entourées de demi-cercles chitineux (fig. 37).

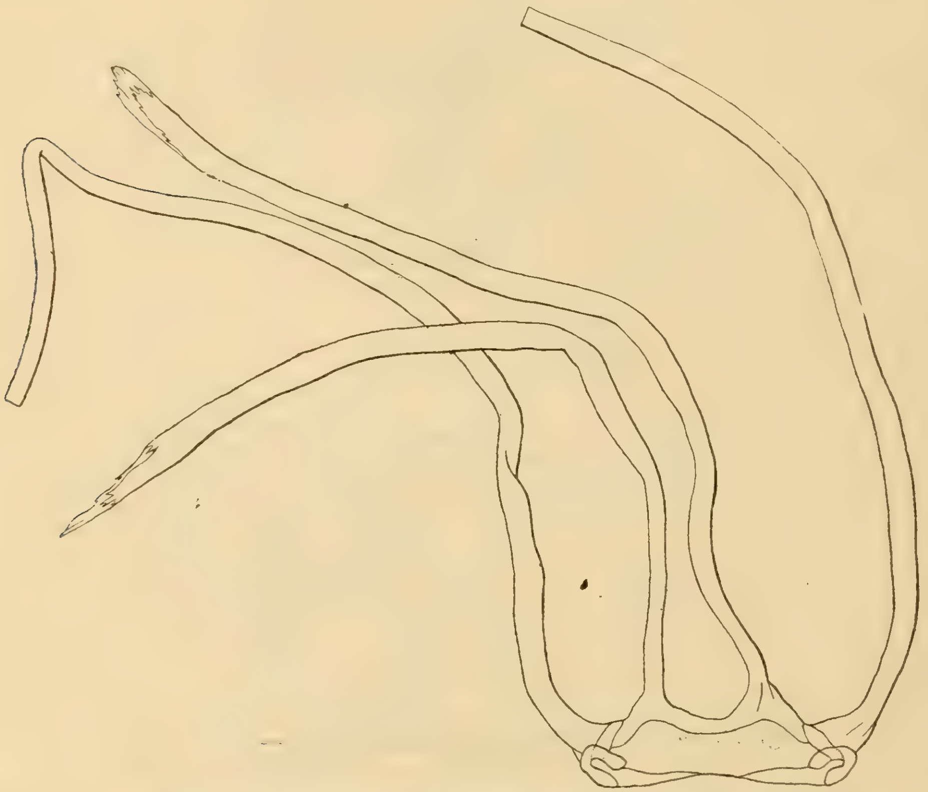


Fig. 37. — *Linyphia hortensis* Sund. — Gross. 115.

Quant à la famille des *Micryphantidæ*, Bertkau l'avait créée, pour des formes, les *Erigone* et genres voisins, qu'il séparait des Théridiides, précisément en raison de leur appareil trachéen développé, déjà découvert, mais inexactement décrit, par Menge [43]. Dans ces formes (fig. 38), le stigmate, situé devant les filières et constitué par une fente dilatée à ses extrémités en deux orifices bordés extérieurement d'un bourrelet chitineux, conduit dans une chambre d'où partent deux tubes latéraux grêles et non ramifiés et deux larges troncs médians courts émettant des petits tubules, surtout à leur sommet, où ceux-ci forment

deux faisceaux pénétrant dans le céphalothorax. Ces deux troncs principaux ont leur paroi renforcée par des épines ramifiées, tandis que dans les tubules et dans les deux tubes grêles on trouve un fil spiral très délicat.

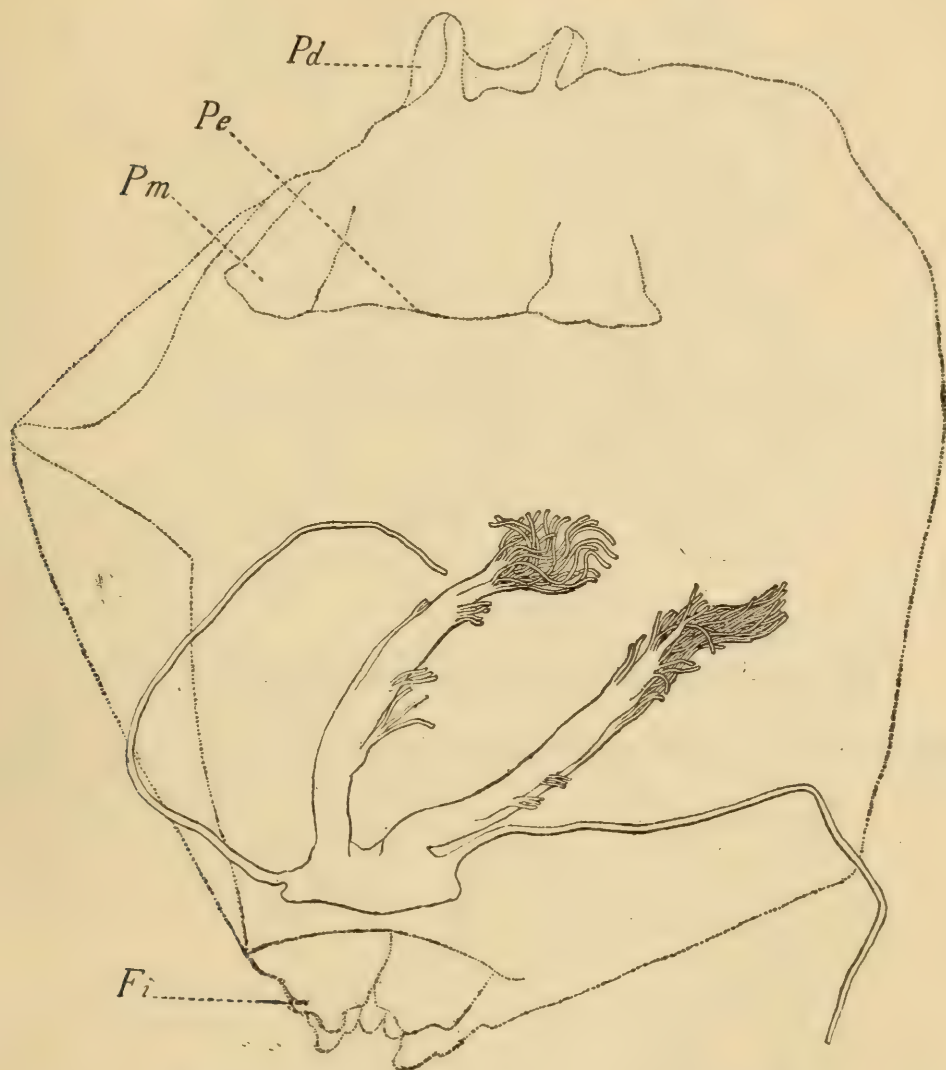


Fig. 38. — *Erigone dentipalpis* Sund. — Gross. 100.

Chez les *Micronèta* et *Nematogmus* (fig. 39), je n'ai jamais vu les tubes grêles latéraux que simples. Mais chez l'*Erigone* j'ai constaté des variations suivant les individus. C'est ainsi que sur douze exemplaires, dans deux, les tubes externes étaient simples à droite comme à gauche; dans quatre, l'un était simple, l'autre était dédoublé : dans un, le tube de gauche

était simple, tandis qu'à droite il y en avait trois (fig. 40);

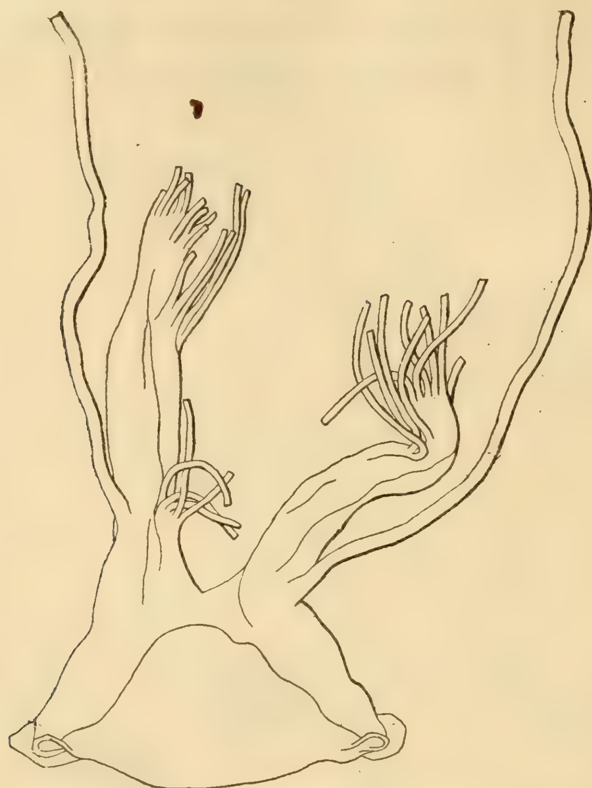


Fig. 39. — *Nematogmus sanguinolentus* Walck. — Gross. 150.

dans trois, il y en avait deux de chaque côté (fig. 41);

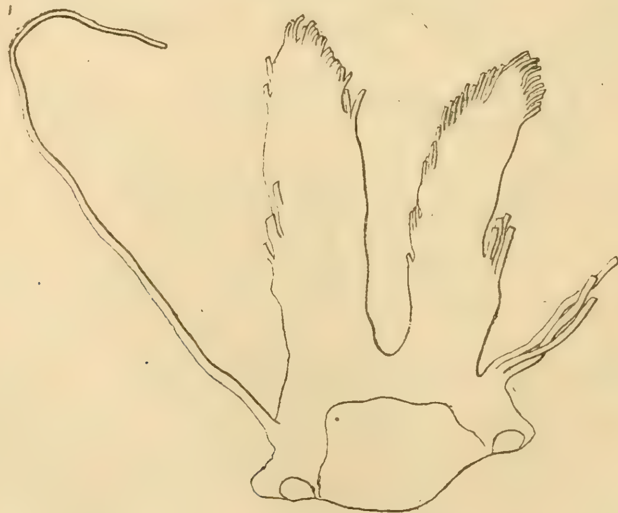


Fig. 40. — *Erigone dentipalpis* Sund. — Gross. 150.

enfin dans deux, les tubes étaient double d'un côté, triple

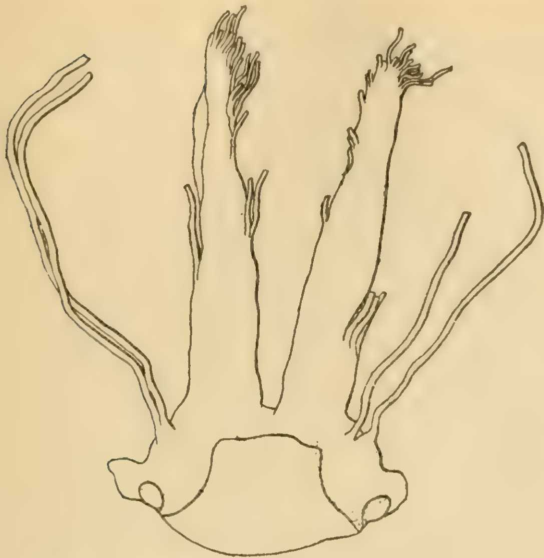
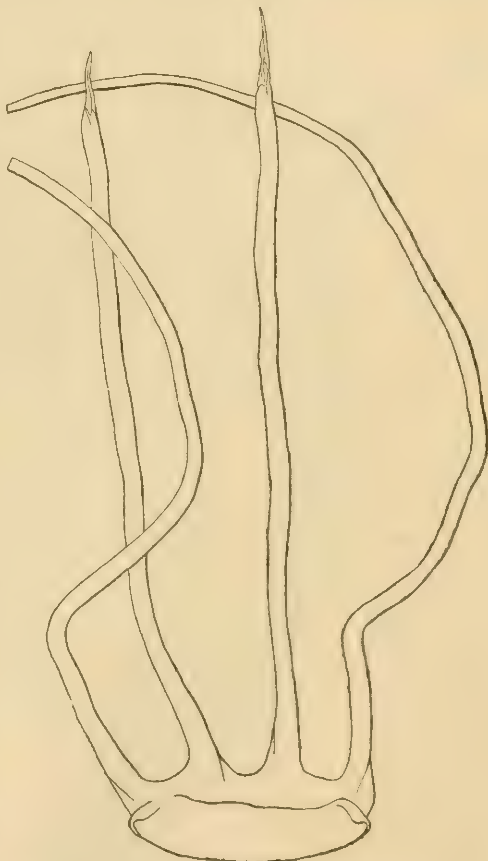

Fig. 41. — *Erigone dentipalpis* Sund.— Gross. 150.


Fig. 42. — *Erigone dentipalpis* Sund. — Gross. 150.

de l'autre (fig. 42). Les tubes externes par conséquent peuvent être simples, doubles ou triples, et cela asymétriquement.

Dans cette sous-famille nous avons donc encore à côté d'une forme (Linyphia) à appareil trachéen simple, d'autres où il est bien développé.


Fig. 43. — *Nesticus cellulanus* Cl. — Gross. 100.

Deuxième sous-famille. — Tetragnathinæ.

Espèces étudiées : *Tetragnatha extensa* L., *Pachygnatha Degeeri* Sund., *Meta segmentata* Cl., *Nesticus cellulanus* Cl.

Dans cette sous-famille qui comprend la famille des *Pachygnathidæ* de Bertkau [78] augmentée des genres *Meta* et *Nesticus* dont il fai-

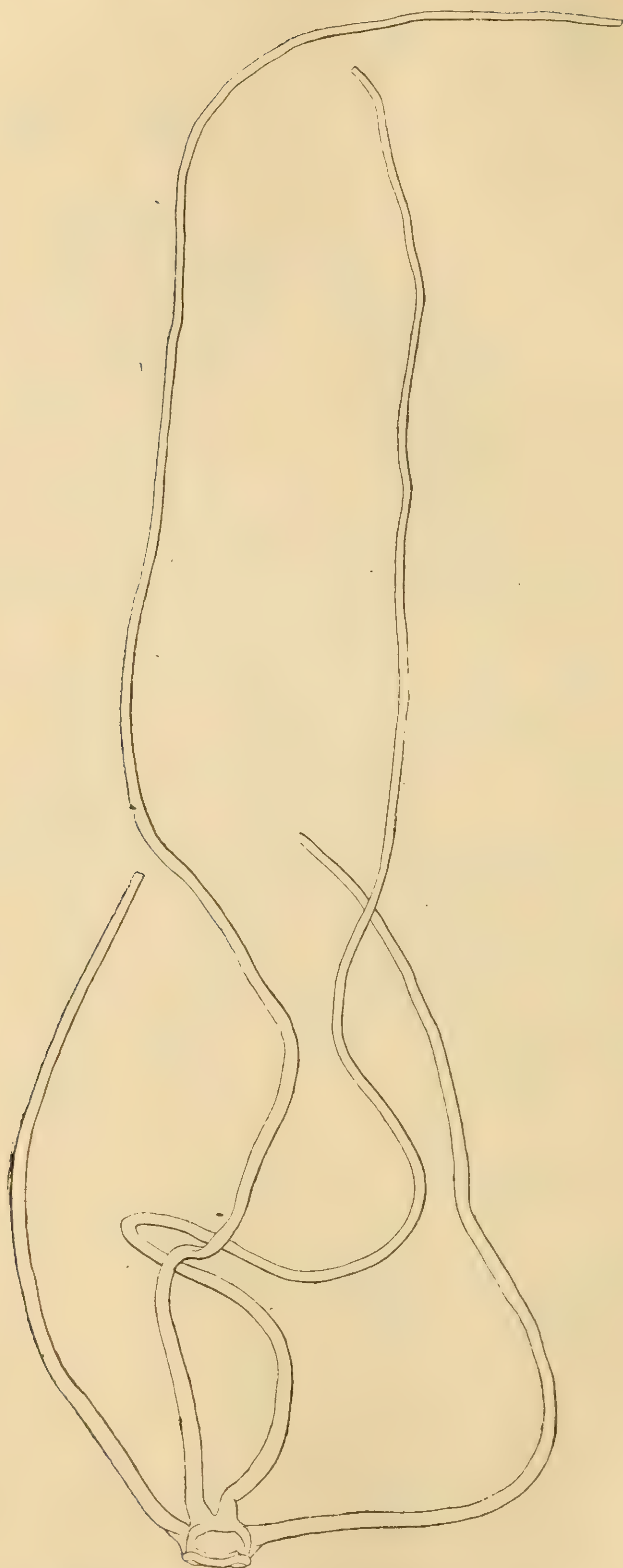


Fig. 44. — *Pachygnatha Degeeri* Sund. — Gross. 65.

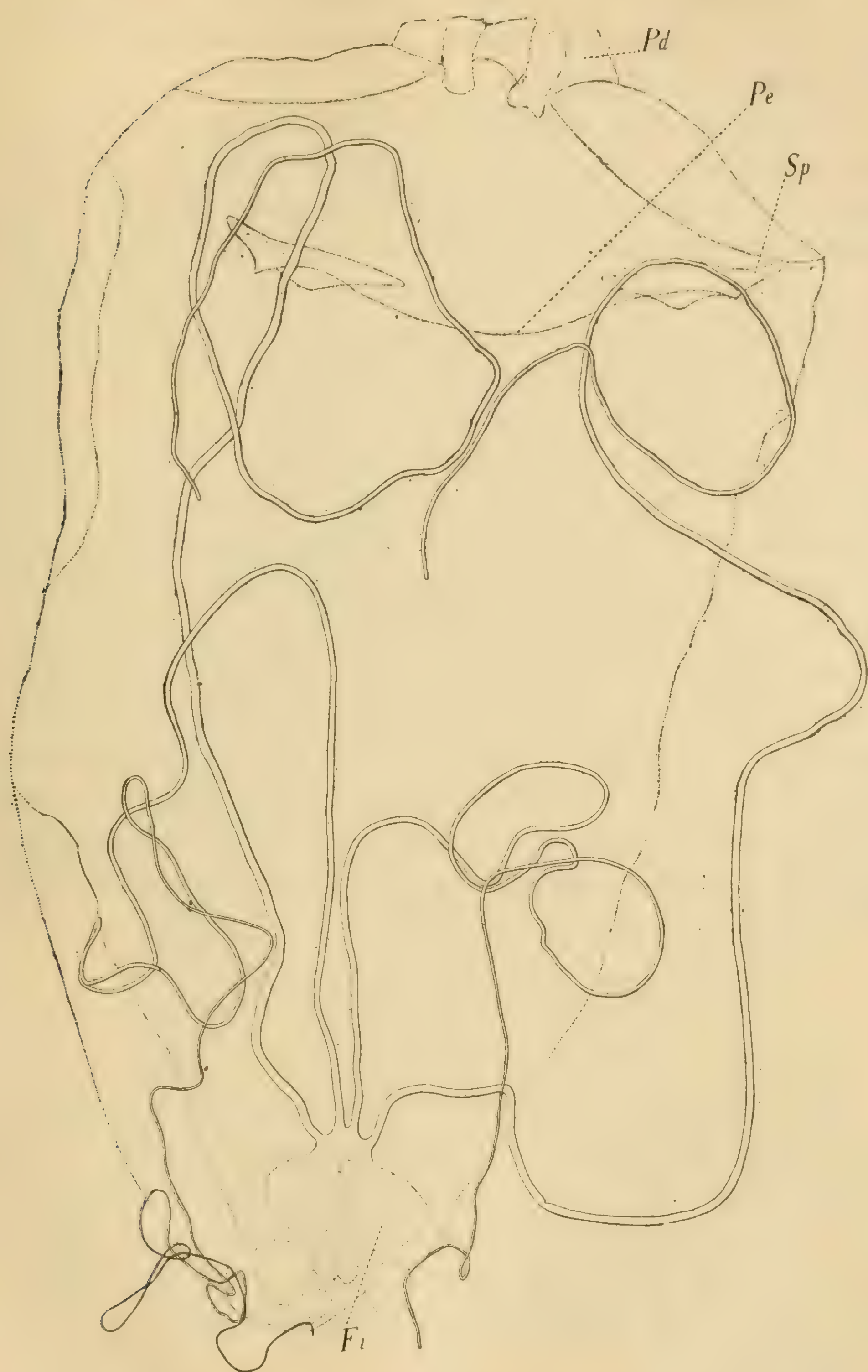


Fig. 45. — *Tetragnatha extensa* L. — Gross. 50.

sait respectivement un Epeiride et un Théridiide, il décrit une fente trachéenne étroite, devant les filières, menant dans quatre tubes simples.

Tandis que chez les *Meta* et *Nesticus* (fig. 43) les tubes externes étant grêles, les tubes internes, comme chez l'Epeire, sont courts et s'élargissent à leur sommet présentant des prolongements tendineux, chez les *Pachygnatha* (fig. 44) les quatre tubes sont étroits et très longs, même les médians, et chez les *Tetragnatha* ils deviennent immenses et excessivement fins, ainsi que le montre la figure 45, tout en restant néanmoins limités à l'abdomen.

A côté du genre *Pachygnatha*, où le stigmate occupe la position normale, près des filières, se trouvent les genres *Glenognatha* et *Dyschiriognatha*, chez qui, d'après E. Simon (t. 1, p. 715), « il est beaucoup plus avancé que celui des autres Araignées, surtout chez les femelles, et situé presque à égale distance du pli génital et des filières (dans le genre *Dyschiriognatha* la situation du stigmate trachéen varie un peu selon les espèces, il est parfois beaucoup plus rapproché des filières que du pli génital) ; il se présente comme une fente transverse droite, très simple chez les Dischiriognatha, entouré chez les Glenognatha d'un bourrelet chitineux en forme de lèvres (*id.*, p. 7, fig. 20). »

Troisième sous-famille. — **Nephilinæ.**

Espèce étudiée : *Nephila cruentata* Fabr.

Dans le genre *Nephila* (fig. 46), j'ai constaté un appareil de quatre tubes simples, les deux médians plus courts s'élargissant pour se prolonger par une partie tendineuse qui s'attache au tendon moyen de l'abdomen et dans laquelle le passage à la région pourvue d'épines se fait insensiblement par de nombreuses saillies mal limitées et très irrégulières (1).

(1) Dans la figure 46, les déchirures de la trachée résultent de ce que les fibres tendineuses, qui entourent son extrémité surtout du côté dorsal, ont été en partie arrachées.



Fig. 46. — *Nephila cruentata* Fabr. — Gross. 15; A, extrémité de trachée médiane s'attachant sur le cordon moyen de l'abdomen. — Gross. 60.

Quatrième sous-famille. — **Argiopinæ.**

Espèces étudiées : *Argiope Bruennichi* Scopl., *Araneus* (*Epeira*) *diadematus* Cl., *A.* (*Zilla*) *x-notatus* Cl., *Gasteracantha mollusca* L. Koch, *Theridiosoma gemmosum* L. Koch.

Dans toute cette sous-famille, qui comprend les Epeirides

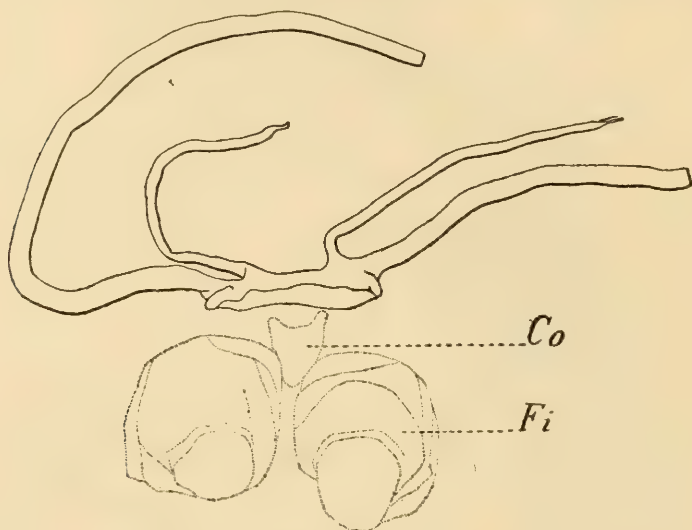


Fig. 47. — *Theridiosoma gemmosum* L. Koch. — Gross. 100.

de Bertkau [78] moins le genre *Meta*, nous trouvons, comme l'indique cet auteur, l'appareil typique de l'Epeire avec



Fig. 48. — Anomalie d'appareil trachéen d'*Epeira*. — Gross. 50.

ses quatre tubes simples et son stigmate devant les filières, appareil que j'ai également observé chez les *Gasteracantha*, où

le stigmate est entouré d'un cadre chitineux complet, et chez les *Theridiosoma* (fig. 47), où les tubes médians sont plus grêles et plus petits que dans les autres genres. La figure 48 représente une anomalie de l'appareil trachéen, que j'ai rencontrée dans un exemplaire d'*Epeira diademata* où le tronc médian droit était dédoublé.

FAMILLE DES ARCHÆIDÆ

Cette famille ne possède, dans la nature actuelle, que quelques rares représentants répartis en deux genres, *Archæa* et *Mecysmauchenius*; dans ce dernier, d'après E. Simon (t. I, p. 938) il y a un peu avant les filières un léger pli transverse marqué au milieu d'un petit point chitineux qui doit correspondre à un stigmate.

FAMILLE DES MIMETIDÆ

Espèce étudiée : *Ero furcata* Villers.

Le genre *Ero* possède, comme l'a vu Bertkau [**78**] qui le rangeait dans les Théridiides, un stigmate étroit devant les filières conduisant à quatre tubes simples dont les deux médians sont plus courts.

FAMILLE DES THOMISIDÆ

Espèces étudiées : *Xysticus cristatus* Cl., *Misumena vatia* Cl. *Philodromus aureolus* Cl., *Thanatus formicinus* Cl., *Tibellus oblongus* Walck.

Cette famille renferme, outre toutes les *Thomisidæ* de Bertkau, deux des trois genres de sa famille des *Micrommatidæ* ou *Sparassidæ*, *Thanatus* et *Tibellus* (*Metastenus*).

Les formes composant la famille des Thomisides, telle que la limitait cet auteur, sont caractérisées par un appareil trachéen spécial, qui a été découvert par Siebold [**48**] chez le *Thomisus viaticus* L. (*Xysticus cristatus* Cl.). Le stigmate étroit, tout contre les filières, conduit dans un petit vesti-

bule d'où partent quatre troncs, renforcés par des épines,

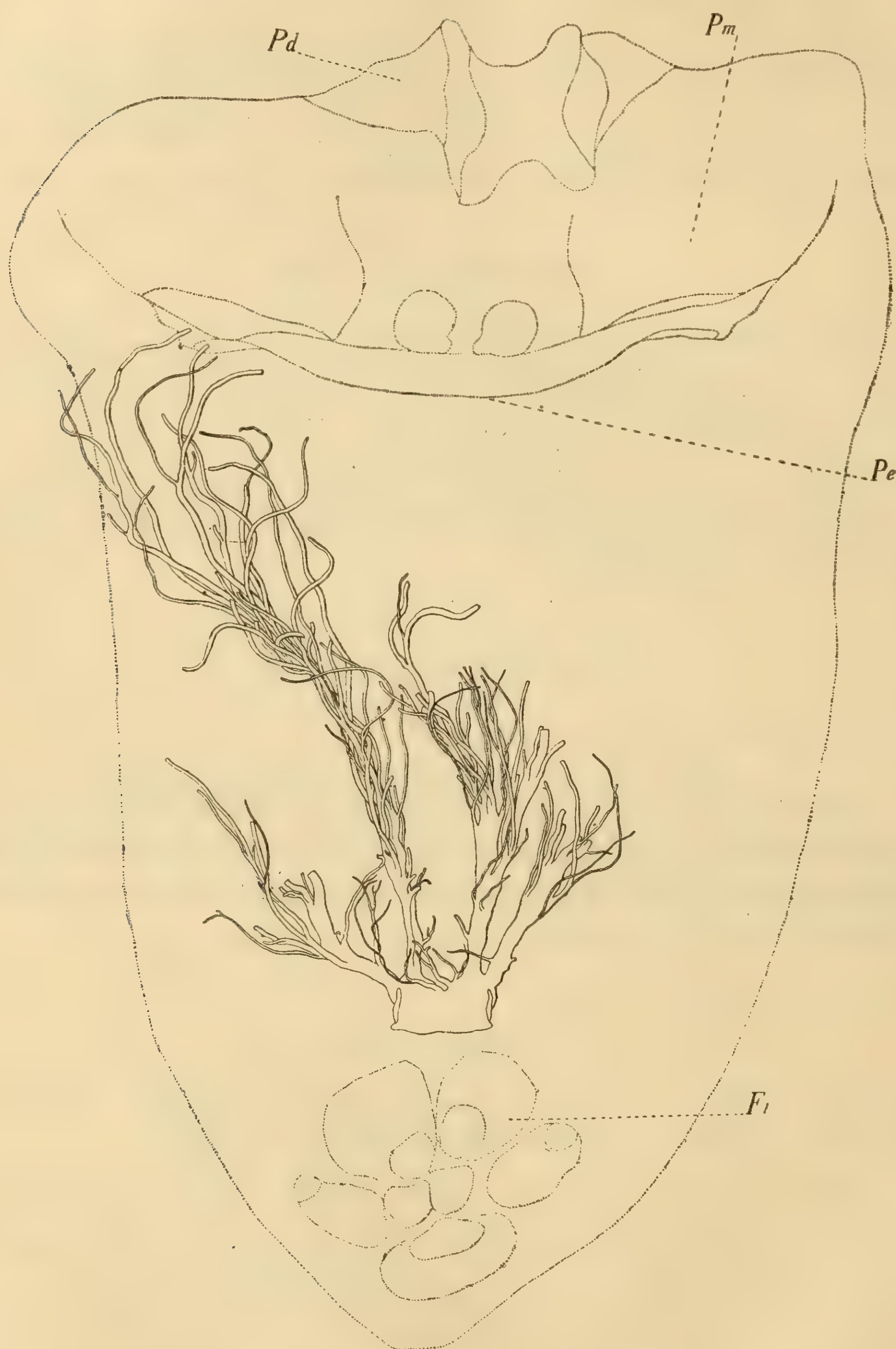


Fig. 49. — *Misumena vatia* Cl. — Gross. 30.

limités à l'abdomen et dont les latéraux sont plus faibles que les médians; mais, au lieu d'être simples, ils émettent

tous les quatre de longues branches qui sont nombreuseset très ramifiées chez les *Thomisinæ*, tandis qu'elles le sont moins chez les *Philodrominæ*. C'est en effet ce que l'on constate respectivement chez les *Misumena* (fig. 49) et *Philodromus* par exemple.

Mais Bertkau [**72** et **78**] séparait, d'ailleurs avec doute, des Thomisides les trois genres *Micrommata*, *Thanatus* et *Tibellus*, comme possédant un appareil réduit à quatre tubes simples. Nous verrons plus loin (famille des Clubionides) que cela est exact pour les *Micrommata*.

Quant aux *Thanatus* et aux *Tibellus* (fig. 50), j'ai observé que, si les tubes externes sont en effet simples, les tubes internes sont dédoublés, et par conséquent dans ces deux genres on trouve le premier degré d'une ramification qui augmente de plus en plus des *Philodrominæ* aux *Thomisinæ*.



Fig. 50. — *Tibellus oblongus* Walck. — Gross. 75.

FAMILLE DES PLATORIDÆ

Espèce étudiée : *Vectius* (une espèce du Paraguay).

Chez les *Vectius*, constituant l'un des trois genres que com-

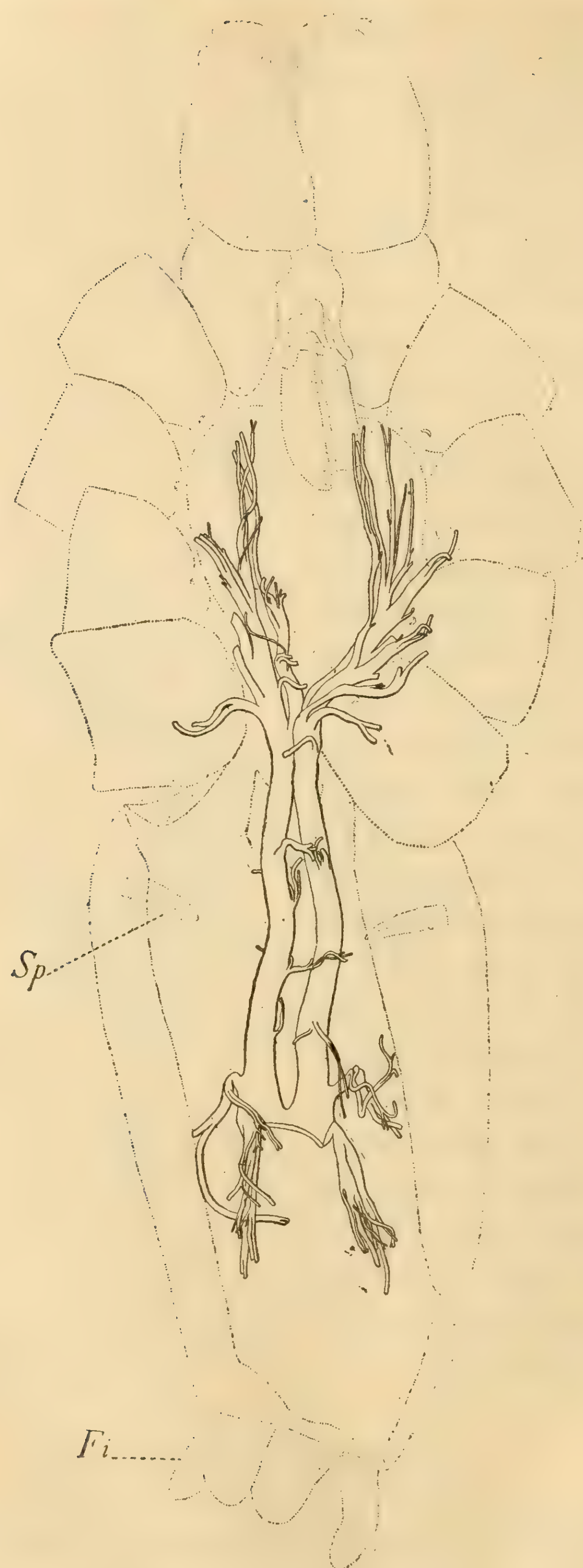


Fig. 51. — *Anyphæna accentuata* Walck. — Gross. 25

prend cette famille, j'ai constaté qu'il existe un peu avant les filières une petite fente stigmatique conduisant dans un appareil trachéen ordinaire, formé de quatre tubes simples.

FAMILLE DES CLUBIONIDÆ

Espèces étudiées : *Senelops radiatus* Latr., *Micrommata virescens* Cl., *Clubiona reclusa* Cambr., *Chiracanthium punctorium* Villers, *Anyphæna accentuata* Walck., *Ctenus* (une espèce africaine), *Zora spinimana* Sund., *Agrœca brunnea* Blackwall, *Micaria pulicaria* Sund., *Trachelas minor* Cambr.

Parmi les genres de cette famille, il en est un, *Anyphæna*, qui se distingue par un appareil trachéen très développé, et cela avait paru suffisant à Bertkau [76 et 78] pour en faire une famille spéciale, celle des *Anyphænidæ* : dans ce genre, en effet (fig. 51 et 52), le stigmate trachéen est une large fente située très en avant des filières, au milieu de la face ventrale de l'abdomen ; et du vestibule, où

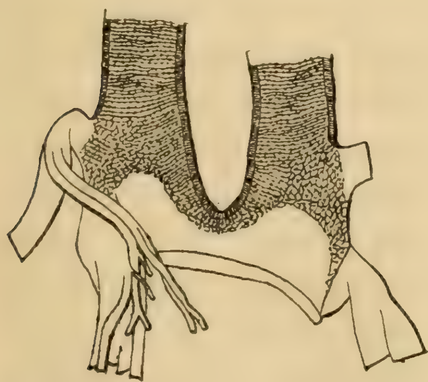


Fig. 52. — Vestibule trachéen d'*Anyphæna*. — Gross. 70.

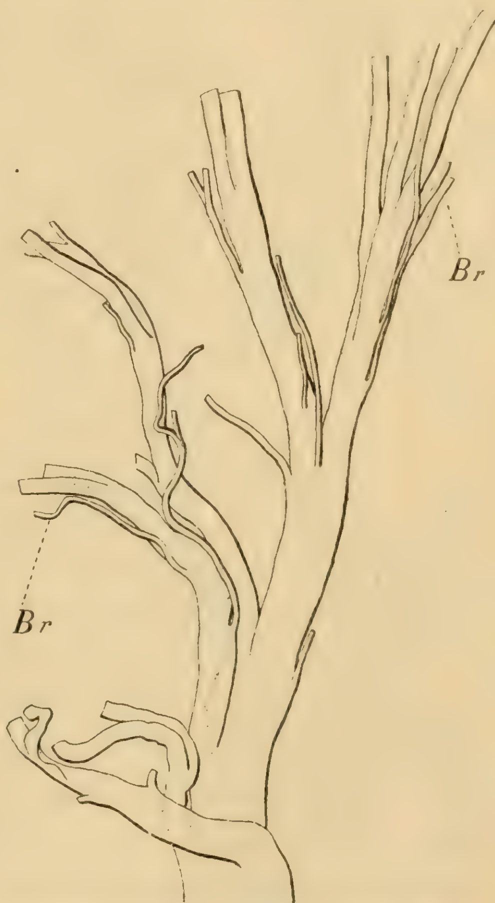


Fig. 53. — Rameaux arborescents céphalothoraciques de l'appareil trachéen d'*Aryphæna*. — Gross. 100.

il conduit, partent deux troncs principaux qui émettent chacun près de leur origine deux fortes et courtes branches

ramifiées, puis en donnent quelques petites sur leur trajet et enfin pénètrent dans le céphalothorax où ils se terminent par des rameaux arborescents (1). Excepté la position du stigmate, cet appareil rappelle celui de l'Ulobore. Les troncs principaux présentent des épines avec un fil spiral qui existe seul dans les fines ramifications.



Fig. 54. — *Micrommata virescens* Cl. — Gross. 65.

Sauf ce genre *Anyphæna*, tous les *Clubionides*, que Bertkau rangeait du reste parmi les Drassides, ont, d'après cet auteur, l'appareil trachéen ordinaire formé de quatre longs tubes simples groupés par deux, avec un petit stigmate devant les filières. C'est ce que l'on observe chez les *Clubiona*, *Chiracanthium*, *Agræca*, *Trachelas*, et ce que j'ai trouvé également chez les *Selenops* et *Ctenus*. Il en est de même dans le genre *Micrommata* (fig. 54) dont Bertkau faisait, comme on l'a vu plus haut, le type de sa famille des Micrommatides.

Mais, dans un exemplaire de *Micaria pulicaria* j'ai vu

(1) Ces rameaux arborescents sont accompagnés de très fines branches *Br* (fig. 53) offrant un aspect de *vasa vasorum*.

exceptionnellement un des tubes internes être bifide. Et chez les *Zora* (fig. 55), où, d'après Bertkau les quatre tubes sont simples, j'ai constaté que les médians sont toujours bifides. Ce sont là les premiers indices d'une ramification.

D'ailleurs le hiatus considérable qui existe entre cet appa-appareil si peu développé et le système abondamment arborescent de l'Anyphæne disparaîtra peut-être quand on connaîtra les trachées d'un plus grand nombre de types. Car E. Simon (t. II, p. 89) a observé dans le groupe des



Fig. 55. — *Zora spinimana* Sund. — Gross. 55.

Anyphæneæ toute une série de formes dans laquelle le stigmate se déplace graduellement : en effet, suivant les genres, on le trouve successivement : à peine plus séparé des filières que celui des Clubiones (*Axyracrus*) ; situé vers le second tiers de la face ventrale (*Tomopisthes*, etc., *Monapia*, *Coptoprepes*) ; au milieu de l'abdomen, comme chez l'Anyphæne (*Oxysoma*, *Arachosia*) ; au delà de ce milieu (*Mezenia*) ; enfin, beaucoup plus avancé et situé près du pli génital (*Aysha*), rappelant alors celui que nous trouverons chez l'Argyronète. De plus il existe, dans certains de ces genres, des variations avec les espèces.

FAMILLE DES AGELENIDÆ

Espèces étudiées : *Argyroneta aquatica* Cl., *Cybæus accentuatus* E. Sim., *C. reticulatus* E. Sim., *Agelena nævia* Walch., *Tegenaria domestica* Cl., *T. atrica* C. Koch., *Cœlotes pastor* E. Sim., *Cicurina cicurea* Fabr., *Chorizomma lucifugum* E. Sim., *Cryphœca silvicola* C. Koch., *Antistea* (*Hahnia*) *elegans* Blackw.

C'est surtout dans cette famille que nous allons rencontrer tous les degrés dans la complication de l'appareil trachéen.

Bertkau [**78**] rangeait les genres *Argyroneta* et *Hahnia* dans deux familles distinctes, les *Argyronetidæ* et les *Hahniidæ* parce qu'ils possèdent des trachées bien différenciées.

Chez l'*Argyroneta* (fig. 56) les trachées, qui y ont été découvertes par Grube [**42**] et par Menge [**43**] et dont Bertkau [**78**] a rectifié sur plusieurs points la description, ont été étudiées par Mac Leod [**84**]. A la même place que chez les Dysdérides, c'est-à-dire immédiatement derrière les stigmates pulmo-

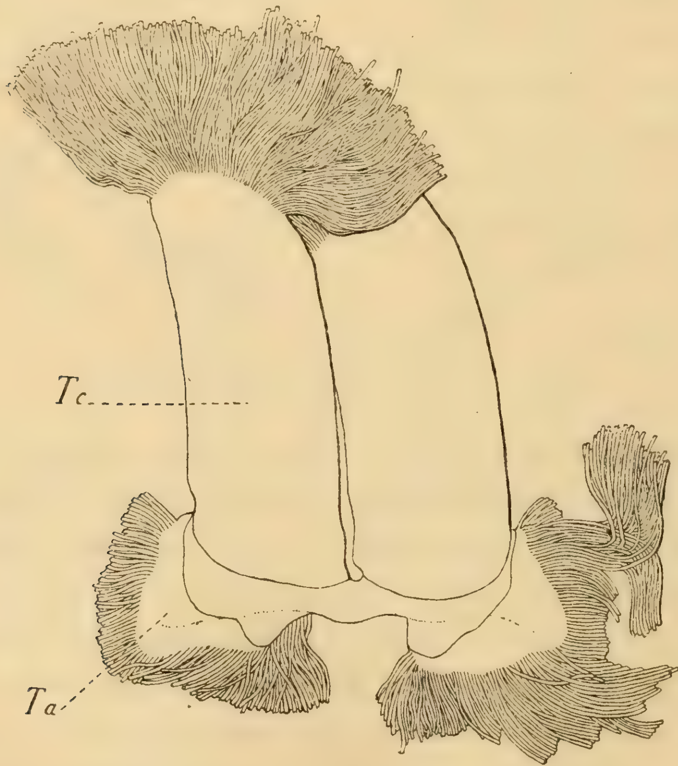


Fig. 56. — *Argyroneta aquatica* Cl. — Gross. 27.



Fig. 57. — *Antistea* (*Hahnia*) *elegans* Blackw. — Gross. 125.



Fig. 58. — *Tegenaria domestica* Cl. — Gross. 65.

naires, on trouve un stigmate trachéen médian unique (1)



Fig. 59. — *Agelena nævia* Walck. — Gross. 55.

(comme l'a reconnu Bertkau, et non pas deux, ainsi que

(1) Dans le genre voisin *Cambridgea* le stigmate trachéen occuperait la situation normale d'après Pocock (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 1895).

l'avait cru Menge et que c'est le cas chez les Dysdérides) : il conduit dans un pli du tégument formant un vestibule, surbaissé et peu étendu transversalement, qui donne deux gros troncs principaux. Ceux-ci, renforcés d'épines ramifiées dont les sommets fusionnent en un fil spiral comme chez la Dysdère, se terminent, un peu avant d'atteindre le pédicule, en émettant un grand nombre de fins tubules non ramifiés qui pénètrent dans le céphalothorax. D'après Mac Leod, ils donnent également naissance à des tubules près de leur origine : j'ai reconnu que ces derniers partent, en réalité, de deux troncs abdominaux, très courts comme chez la Ségestrie et que Bertkau croyait ne pas exister ici.



Fig. 60. — *Cicurina cicurea* Fabr. — Gross. 75.

Chez les *Antistea (Hahnia)* (fig. 57) le système trachéen a été décrit par Menge et avec plus d'exactitude par Bertkau [**78**] : au stigmate, placé plus bas que chez l'Argyronète, c'est-à-dire au milieu du corps comme chez l'Anyphæne, s'ouvre un vestibule peu profond qui se bifurque en deux gros troncs principaux avec épines ramifiées : ils sont excessivement courts et finissent, avant d'arriver à la hauteur des poumons, en donnant quelques branches et des faisceaux de tubules.

Chez toutes les autres Agélénides, où le stigmate est une fente étroite près des filières, Bertkau indique quatre longs

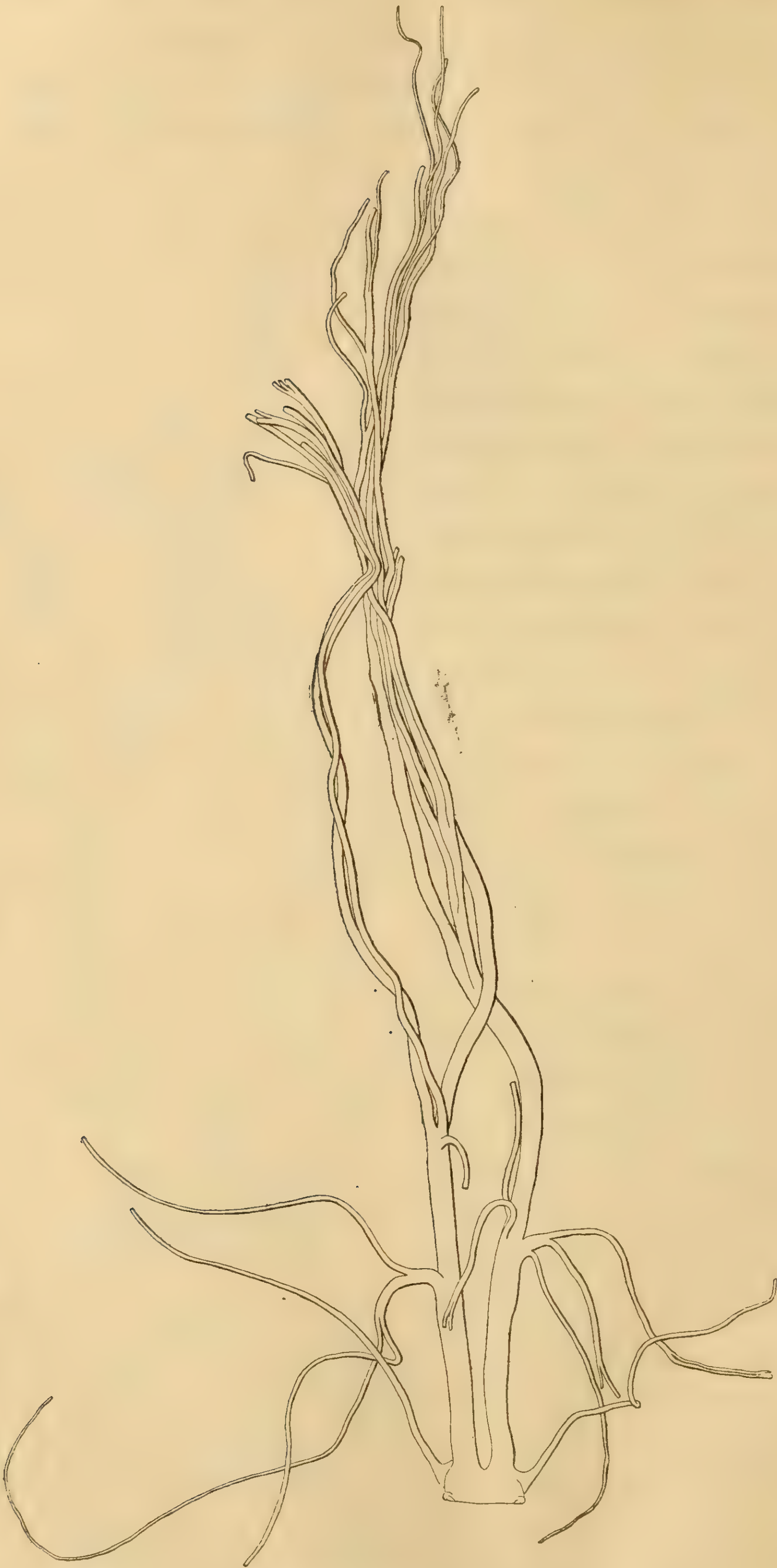


Fig. 61. — *Cryphœca silvicola* C. Koch. — Gross. 65.

tubes simples groupés deux par deux. C'est en effet ce que l'on constate chez les *Tegenaria* (fig. 58) et *Cœlotes*.

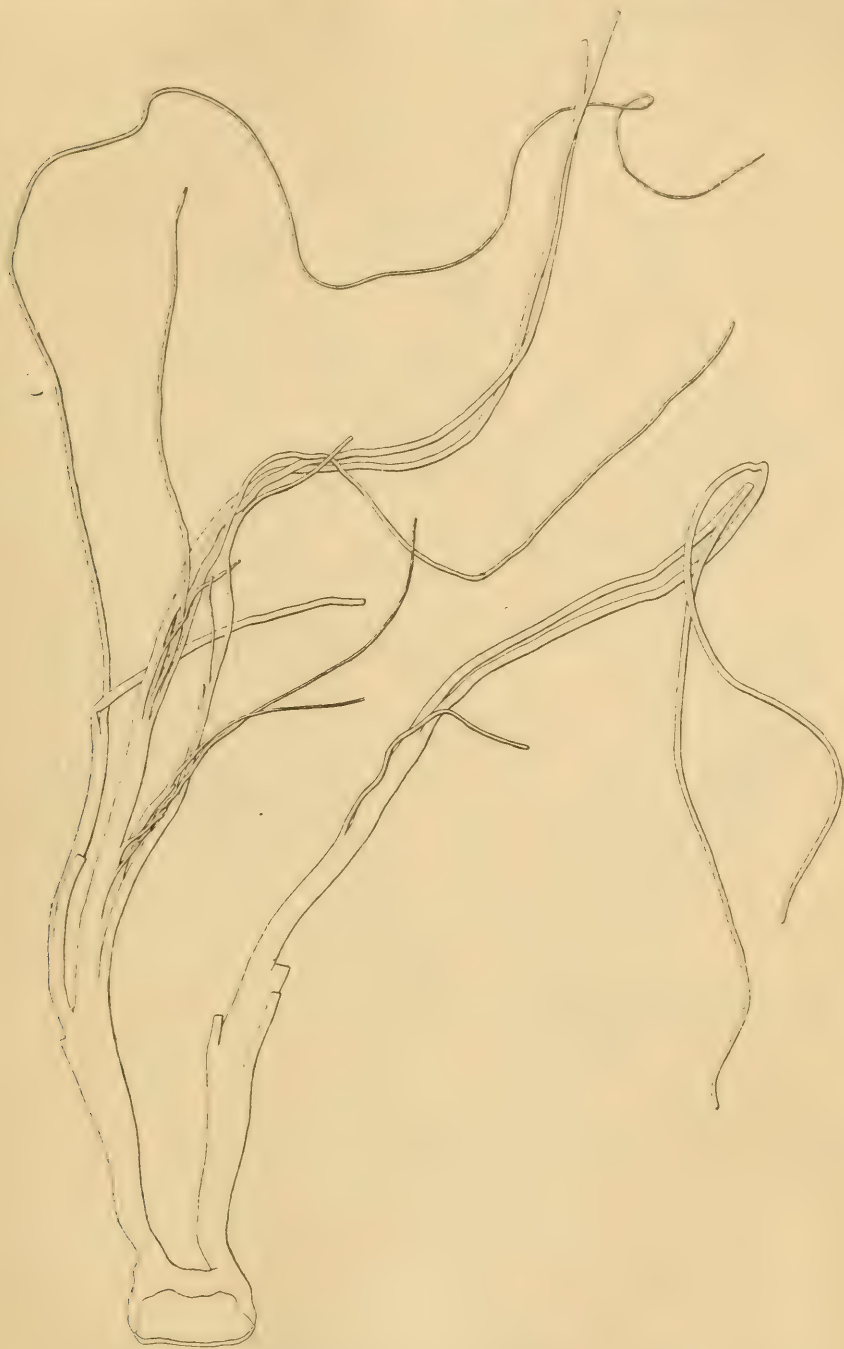


Fig. 62. — *Cybæus accentuatus* E. Sim. — Gross. 72.

Mais, dans les autres genres que j'ai étudiés, mes observations m'ont permis de voir qu'il n'en est pas toujours ainsi.

Chez les *Agelena* (fig. 59), les deux tubes externes étant simples, les deux internes sont bifides comme chez la Zora dans la famille précédente.

Chez les *Cicurina* (fig. 60), les deux latéraux étant égale-



Fig. 63. — *Cybæus reticulatus* E. Sim. Anomalie de l'appareil trachéen. Gross. 75.

ment grêles, les deux médians donnent un petit nombre de branches.

Chez les *Cryphœca* (fig. 61), les externes étant de même très faibles, les internes forment deux gros troncs principaux qui émettent sur leur trajet des branches ramifiées et se

terminent dans le céphalothorax par de longs rameaux.

Chez les *Cybæus* (fig. 62), que Bertkau [78] plaçait parmi les Théridiides, c'est-à-dire à qui il attribuait quatre tubes simples, il n'y a que deux troncs qui se divisent en longues branches. J'ai pourtant observé une fois, dans un exemplaire de *Cybæus reticulatus* (fig. 63), une branche qui, se détachant dès la base du tronc, semblerait pouvoir être comparée à un tube externe.



Fig. 64. — *Chorizomma lucifugum* E. Sim. — Gross. 90.

Enfin, chez les *Chorizomma* (fig. 64) il n'y a que deux tubes qui, après avoir donné chacun une apophyse tendineuse très courte, se ramifient ensuite excessivement peu en quelques branches grêles.

Tout ceci peut être considéré comme constituant des transitions entre l'appareil simple de la Tégénaire et du Cœlotes et le système développé de l'Hahnia et de l'Argyronète.

FAMILLE DES PISAURIDÆ

Espèces étudiées : *Dolomedes fimbriatus* Cl., *Pisaura* (*Ocyale*) *mirabilis* Cl.

Dans cette famille, ainsi que le dit Bertkau [72] pour le genre *Dolomedes*, qu'il rangeait parmi les Lycosides, le

stigmate, devant les filières, mène dans quatre longs tubes groupés deux par deux.

FAMILLE DES LYCOSIDÆ

Espèces étudiées : *Lycosa nemoralis* Westr., *L. terricola* Thorell, *Pardosa lugubris* Walck.

Pareillement ici, comme l'indique également Bertkau [**72**], le stigmate, à la même place, donne accès dans un appareil



Fig. 65. — *Lycosa nemoralis* Westr. — Gross. 100.

semblable. Cependant j'ai constaté que dans un exemplaire de *Lycosa nemoralis* (fig. 65) les tubes médians présentaient une très courte branche.

FAMILLE DES SENOCULIDÆ

Espèce étudiée : *Senoculus* (une espèce du Venezuela).

J'y ai observé aussi la même disposition de quatre longs tubes débouchant près des filières.

FAMILLE DES OXYOPIDÆ

Espèce étudiée : *Oxyopes heterophtalmus* Latr.

Avec Bertkau [78] qui la mettait parmi les Lycosides nous trouvons encore chez cette Araignée quatre trachées simples s'ouvrant près des filières par un stigmate entouré d'un cadre chitineux.

FAMILLE DES ATTIDÆ OU SALTICIDÆ

Espèces étudiées : *Salticus* (*Calliethera*) *scenicus* Cl., *Ergane* (*Hasarius*) *arcuata* Cl., *Sitticus* (*Attus*) *pubescens* Fabr., *Heliophanus cupreus* Walck., *Ballus depressus* Walck., *Lyssomanes viridis* Walck.

La possession d'un système trachéen très développé, découvert d'abord par Menge [43] chez les *Salticus*, a été étendue à tous les genres de cette famille par Bertkau [72] : il a reconnu qu'on y trouve, devant les filières, un stigmate trachéen en forme de fente dilatée à ses angles en deux orifices entourés d'un bourrelet chitineux (ce qui avait fait croire avant lui à l'existence de deux stigmates séparés) et que, du vestibule où il conduit, partent deux troncs principaux émettant de courtes branches avec bouquets de tubules (fig. 66).

C'est en effet ce que j'ai observé à divers degrés de complication suivant les genres.

Chez les *Ballus* (fig. 67) les troncs principaux présentent des épines avec un fil spiral très net comme chez la Dictyne, et pénètrent dans le céphalothorax : ils se terminent par des faisceaux de tubules et ils en donnent également d'autres



Fig. 66. — *Heliophanus cupreus* Walck. — Gross. 50.



Fig. 67. — *Ballus depressus* Walck. — Gross. 100.

qui partent de deux branches, l'une vers le milieu, l'autre vers leur base.

Dans tous les autres genres que j'ai étudiés, l'appareil trachéen est limité à l'abdomen.

Chez les *Salticus* (fig. 68), *Sitticus (Attus)*, *Heliophanus* (fig. 66), les troncs, moins longs par conséquent, sont soutenus par des épines ramifiées formant un treillis, et chacun d'eux émet à sa base une grosse branche avec tubules, puis, après en avoir donné quelques-uns sur son trajet, se termine par un bouquet de tubules.

Chez les *Ergane* (fig. 69)

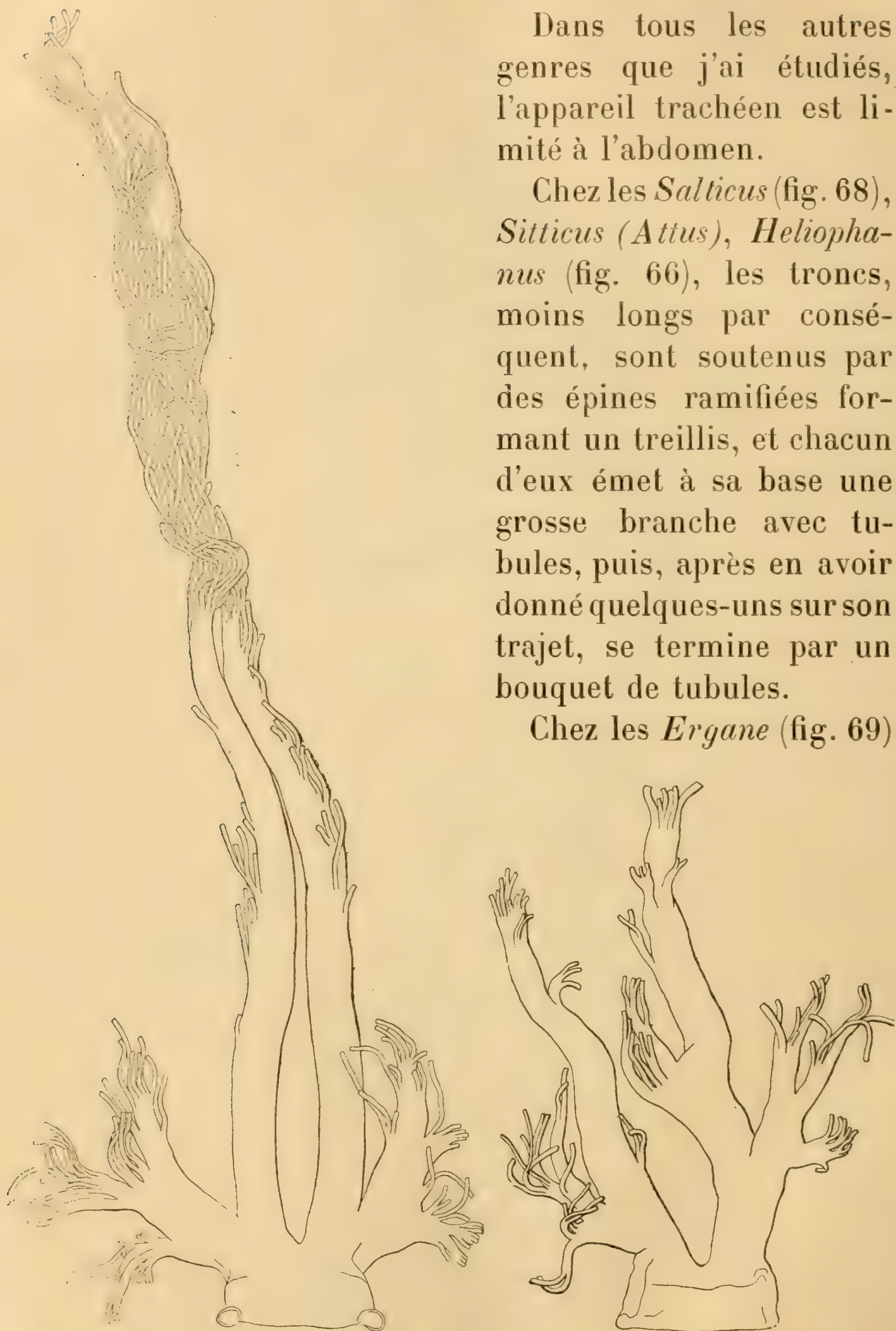


Fig. 68. — *Salticus scenicus* Cl. — Gross. 70. Fig. 69. — *Ergane arcuata* Cl. — Gross. 75.

les troncs principaux avec épines ramifiées sont encore plus courts et il en part des branches à tubules, dont une première très forte.

Enfin, dans cette famille encore, à côté de ces formes à système trachéen bien différencié, j'ai trouvé chez le genre

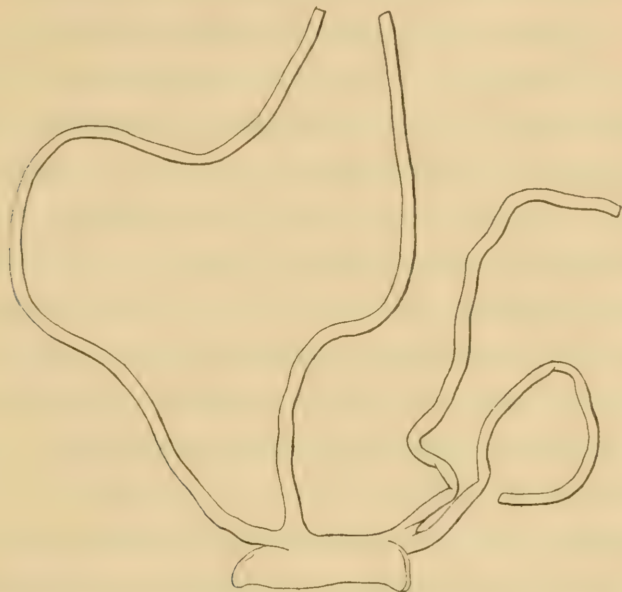


Fig. 70. — *Lyssomanes viridis* Walck. — Gross. 150.

Lyssomanes (fig. 70), qui fait le passage des Pisaurides et surtout des Oxyopides aux Attides (E. Simon, t. II, p. 390), un appareil réduit à quatre tubes simples, renforcés ici par un fil spiral délicat.

CHAPITRE III

COMPARAISON DES DIVERSES FORMES DE L'APPAREIL TRACHÉEN CHEZ LES ARAIGNÉES

En laissant de côté les Hadrotarsides, les Ammoxenides, les Archæides et les Platorides, dont l'appareil trachéen n'est pas encore connu, sur les trente et une familles d'*Araneæ veræ* qui restent, il y en a une, les *Hypochilidæ*, où il y a quatre poumons et pas de trachées, et une, les

Caponiidæ, où inversement il n'y a que des trachées et pas de poumons. Dans toutes les autres, nous trouvons, coexistant avec les poumons, sauf chez les *Pholcidæ*, un système trachéen plus ou moins développé.

Nombre et position des stigmates trachéens. — Si nous cherchons à grouper les observations précédentes, un premier ordre de faits doit d'abord nous occuper : ce sont ceux relatifs au nombre et à la position des stigmates trachéens.

Tandis que chez les Théraphoses et aussi chez les Hypochilides, il y a deux paires de stigmates pulmonaires éloignées l'une de l'autre, la première au pli épigastrique, la deuxième beaucoup plus reculée; cette deuxième paire est représentée chez les autres *Araneæ veræ* par un ou deux stigmates trachéens, situés sur la face ventrale de l'abdomen à une hauteur variable suivant les types.

Effectivement, en premier lieu, c'est près du pli génital et des poumons que l'on trouve ce ou ces orifices chez les *Dysderidæ*, les *Oonopidæ*, les *Caponiidæ* et chez l'*Argyroneta*. Chez les Dysdérides ce sont deux stigmates complètement séparés. Chez les Oonopides ils sont réunis par un pli du tégument qui donne ainsi naissance à une fente unique assez étendue transversalement. Il semble, d'après les figures de Bertkau, en être de même chez les Caponiides. Chez l'Argyronète, cette fente beaucoup plus rétrécie dans le sens transversal constitue un stigmate impair.

D'autre part, vers le milieu ou vers le tiers postérieur de l'abdomen (comme chez les Hypochilides) on observe chez les *Filistata* une fente allongée résultant d'un pli de la peau, et chez les *Anyphæna*, *Hahnia*, *Ammoxenus*, *Glenognatha*, *Dyschiriognatha*, *Holocnemus*, une fente peu étendue ; c'est-à-dire un stigmate unique.

Enfin, près des filières on rencontre un seul stigmate en forme de fente élargie à ses angles chez les *Dictyna*, *Erigone*, *Uloborus*, *Prodidomus* et les *Attidæ*, et étroite chez tous les autres Aranéides.

Leuckart supposait que les Araignées possédaient typiquement sur l'abdomen trois paires de stigmates, les deux premières dans la partie antérieure, la dernière tout à fait à l'extrémité. Bertkau a réfuté cette opinion, ces trois paires d'orifices n'existant chez aucune espèce, et a admis avec raison que c'est la deuxième paire de stigmates des Théraphoses, des Hypochilides et des Dysdérides qui se déplace de haut en bas. Concurremment, ses deux orifices se rapprochent et viennent se réunir sur la ligne médiane en un seul par la formation d'un pli transverse du tégument.

La preuve qu'il en est bien ainsi et que c'est le même stigmate qui descend des poumons jusqu'aux filières, résulte, entre autres, du fait que E. Simon a trouvé, comme nous l'avons dit (p. 211), chez les *Anyphæneæ*, tous les stades de ce déplacement dans les genres d'un même petit groupe, et parfois avec des variations dans les espèces d'un seul genre.

Ce stigmate, dont les bords se chitinisent fortement de façon à former ou une lèvre supérieure (Epeire), ou deux bourrelets à ses angles (Erigone), ou un cadre complet (Gasteracanthe), conduit donc dans un sac aplati constituant un vestibule, plus ou moins profond, soutenu par deux piliers chitineux latéraux.

L'appareil qui débouche dans ce vestibule, a ses parois renforcées en général (sauf notamment dans les très fins tubules où il n'y a qu'un délicat fil spiral) par des épines qui, en se ramifiant et en anastomosant leurs branches, arrivent à donner, dans les gros troncs, au maximum de différenciation, des formations compliquées comme chez les Dysdères et les Ségestries.

Morphologie comparée de l'appareil trachéen. — Si maintenant nous considérons la forme de cet appareil, nous avons vu qu'en général (à peu près la moitié des genres examinés) il est représenté par quatre trachées simples.

Prenons comme point de départ, uniquement parce que

c'est la disposition la plus fréquente, un système tel que celui de la *Tegenaria*, où le vestibule se prolonge par deux troncs latéraux qui se divisent bientôt chacun en deux plus faibles de façon à donner quatre longs tubes grêles.

Nous trouvons cette disposition réalisée entre autres dans les genres *Pachygnatha* et *Tetragnatha*. Or ceux-ci sont très voisins des *Nesticus* et des *Meta* et, par l'intermédiaire des trachées de ces derniers, nous arrivons à l'appareil des *Epeira*, *Zilla*, *Linyphia*, *Ero*, et des *Theridiidæ*, où, des quatre tubes, les deux internes sont plus courts et plus larges et fusionnés à leur base en un tronc médian.

Chez les *Epeira* et surtout chez les *Zilla*, ces tubes internes présentent à leur sommet des saillies, souvent au nombre de deux, que l'on peut regarder, avec Bertkau, comme des premiers indices de ramification. Dans le genre *Epeira* même, nous avons signalé une anomalie où l'un de ces tubes était dédoublé.

Exceptionnellement aussi chez les *Lycosa* et *Micaria* et normalement chez les *Tibellus*, *Thanatus*, *Zora*, *Agelena*, ces tubes internes se montrent précisément bifides.

A côté des *Agelena*, chez les *Cicurina*, c'est par quelques branches, au lieu seulement de deux, que se terminent ces tubes, disposition existant d'ailleurs également chez les *Œcobius*.

Dans le genre *Cryphœca*, voisin des *Cicurina*, ces mêmes tubes forment deux gros troncs pourvus de longs rameaux pénétrant dans le céphalothorax.

Chez les *Microneta* et *Nematogmus*, nous observons un appareil presque identique, ces longs rameaux étant devenus ici des tubules plus fins.

Dans toutes les formes précédentes, les tubes externes, eux, restent grêles. Mais chez les *Erigone*, appartenant au même groupe que les *Nematogmus* ils se divisent à leur tour, quoique d'une façon irrégulière suivant les individus, en deux ou trois branches, ce qui fait que les quatre tubes sont ramifiés bien qu'inégalement.

D'autre part chez les *Thomisidæ*, en partant des *Tibellus* et *Thanatus*, où les tubes médians sont seulement bifides, on arrive, par l'intermédiaire des *Philodromus*, à rencontrer chez les *Xysticus* et *Misumena* quatre tubes très ramifiés.

Donc, dans tous les cas où il y a quatre trachées nous parvenons à rattacher leurs différentes formes les unes aux autres, qu'elles se présentent simples (*Tegenaria*, *Epeira*) ou bien développées soit avec branches arborescentes (*Thomisidæ*), soit avec tubules non ramifiés (*Erigone*), et qu'elles pénètrent (*Cryphœca*, *Erigone*) ou non (*Tegenaria*, *Epeira*, *Thomisidæ*) dans le céphalothorax.

A côté de ces genres où l'appareil trachéen est constitué par quatre tubes, nous en avons un certain nombre où il est formé essentiellement de deux gros troncs principaux. Comme type de cette disposition nous pouvons prendre les trachées des *Dysderidæ*.

Sauf la fusion des deux stigmates en un seul, c'est absolument le même appareil chez les *Oonopidæ* et chez l'*Argyroneta* (d'après Bertkau les trachées des stigmates postérieurs des *Caponiidæ* ressemblent également à celles des Dysdérides).

Immédiatement auprès viennent se placer les trachées des *Dictyna*, surtout si l'on tient compte que le déplacement du stigmate vers les filières a dû avoir pour conséquence l'allongement des troncs principaux.

Or, dans la même famille que l'*Argyroneta*, nous trouvons le genre *Antistea* (*Hahnia*) avec un système assez semblable, mais que, d'un autre côté, il est impossible de séparer de celui des *Cybæus* (également une Agélénide), toujours en faisant état du recul du stigmate. (L'appareil des *Chorizomma* est une réduction de celui des *Cybæus*).

Mais, d'autre part, encore chez les Agélénides, nous venons de parler tout à l'heure du genre *Cryphœca* dont l'appareil ne diffère de celui des *Cybæus* que par l'adjonction aux troncs principaux de tubes externes grêles. On peut admettre ou bien que les tubes externes des *Cryphœca* sont devenus concrescents avec les troncs principaux chez les

Cybæus, ou bien qu'une branche, se détachant dès la base du tronc principal chez les *Cybæus*, est devenue un tube externe chez les *Cryphœca*. Or nous avons précisément constaté dans un exemplaire de *Cybæus reticulatus* une anomalie qui peut s'expliquer par l'une ou l'autre hypothèse et qui, en tout cas, nous présentant une forme de transition entre ces deux appareils des *Cybæus* et des *Cryphœca*, nous prouve qu'on ne peut les séparer.

Dès lors, par l'intermédiaire des différentes formes de trachées chez les Agélénides, en rangeant les genres de cette famille dans l'ordre suivant, *Tegenaria*, *Agelena*, *Cicurina*, *Cryphœca*, *Cybæus*, *Antistea*, *Argyroneta*, le passage se trouve établi entre l'appareil à quatre tubes simples et celui à deux troncs principaux.

Chez les *Attidæ*, on trouve également en général deux troncs principaux. Mais d'abord dans le genre *Lyssomanes* nous avons observé quatre tubes simples. Ensuite dans le genre *Ergane*, chaque tronc principal et sa première grosse branche peuvent être regardés comme représentant un seul tube divisé en deux, et par conséquent ce système rappelle absolument les quatre tubes ramifiés des *Thomisidæ* (1), limités, comme lui, à l'abdomen. De cet appareil on passe facilement par les trachées des *Salticus*, *Attus*, *Heliophanus* à celles des *Ballus* très allongées et pénétrant dans le céphalothorax.

D'autre part, les *Zodarion* nous offrent une disposition intermédiaire entre l'appareil à tubules des Attides et celui à branches ramifiées des *Miagrammopes* et *Uloborus*, dont il est aisé de rapprocher à son tour, sauf la position du stigmate, le système arborescent des *Anyphæna* ; ces quatre genres, d'ailleurs, appartiennent respectivement à des familles où coexistent des formes à trachées simples, qui sont homologues de ces appareils compliqués.

Donc, pour conclure, comme le stigmate est toujours le

(1) Les Attides ont d'ailleurs de sérieuses affinités avec les Thomisides, d'après E. Simon (t. II, p. 381).

même, quelle que soit sa position, ainsi les trachées sont toujours le même appareil, quel que soit son mode de complication, car c'est souvent dans les limites d'une seule famille (Thomisides, Attides, et surtout Agélénides) que nous constatons ses nombreuses variations.

Cette conclusion établie, voyons, pour le moment, en ne tenant compte que de la morphologie, comment nous sommes amenés à comprendre l'appareil trachéen des Araignées. Les deux troncs latéraux par lesquels se prolonge d'abord le vestibule chez la plupart des genres à trachées simples, la Tégénaire par exemple, les deux troncs céphalo-thoraciques des Dysdérides (dont les troncs abdominaux se présentent comme des branches), les deux troncs principaux des formes arborescentes, nous montrent, les uns comme les autres, que le système est typiquement constitué par deux trachées seulement (et non par quatre). Primitivement, par simple raison de symétrie bilatérale, chaque trachée devait avoir son orifice propre, comme nous le trouvons chez les Dysdérides, mais, sauf dans cette famille, les deux stigmates, reliés par un pli du tégument, viennent se confondre en un seul sur la ligne médiane. En même temps, les deux trachées se réunissent à leur base dans un vestibule commun. Dans un certain nombre de cas, il y a ramification abondante de ces trachées, d'ailleurs selon des modes variés. Mais chez la majorité des Araignées, dont on peut prendre la Tégénaire comme type, les deux troncs latéraux se bornent à se bifurquer chacun, à peu de distance du vestibule, de manière à donner en tout quatre longs tubes.

D'autre part, chez l'Epeire et les formes analogues, de ces quatre tubes, les deux internes sont concrescents à leur origine en un tronc médian, et de plus ils se montrent dissemblables des externes par leur élargissement et leur faible longueur. Cette différence entre les tubes externes et internes s'accentue dans le cas où les trachées sont rudimentaires. En effet, tandis que les tubes externes sont plus ou moins développés chez les *Otiothops*, *Palpimanus, Filistata*, les

internes sont réduits à deux courtes apophyses tendineuses, qui, chez les *Loxosceles* et *Scytodes*, se fusionnent en une saillie impaire. Chez les *Holocnemus*, au contraire, les tubes externes n'existent pas et il n'y a, pour représenter tout l'appareil trachéen, que ces deux apophyses médianes, qu'on ne trouve même pas chez les *Artema*, et *Pholcus*, ni également chez les *Diguetia*. Ces faits semblent indiquer qu'il y a une distinction à établir entre le tube interne et le tube externe, qui proviennent, chez la plupart des Araignées, de la bifurcation de chacun des deux troncs latéraux issus du vestibule.

Les trachées et la classification. — De tout ce qui précède il se dégage aussi comme conclusion que les variations dans le développement de l'appareil trachéen le plus fréquemment ne coïncident pas avec les cadres de la classification. Car dans une même famille, à côté de formes ayant des trachées réduites à quatre tubes simples sans ramification, nous avons rencontré souvent des genres à appareil hautement différencié.

Bertkau, dans ce cas, n'avait pas hésité à créer pour eux des familles distinctes. C'est ainsi qu'il séparait les Dictynides des Amaurobiides, les Micryphantides des Théridiides, les Thomisides des Sparassides, les Anyphænides des Clubionides, les Argyronétides et les Hahniides des Agélénides.

Cette manière de voir qui n'a d'ailleurs pas été acceptée, comme ne répondant à rien de naturel, peut être combattue par des raisons tirées de l'étude seule du système trachéen. Car, d'une part, l'existence de trachées à des degrés variables de développement dans des genres très voisins est un fait assez général, encore plus répandu que ne l'a indiqué Bertkau, puisque je l'ai observé aussi chez les Uloborides, les Zodariides, les Attides. D'autre part, dans une même famille nous avons vu qu'on peut trouver des transitions entre les types extrêmes, notamment chez les Agélénides.

Des faits précédents résulte donc que, si chez les Araignées

c'est bien un même appareil de deux tubes trachéens qui a évolué, il n'y a pas à parler pour lui d'évolution dans l'ensemble de l'ordre des Aranéides, mais à considérer ses variations dans l'intérieur d'une même famille, son évolution s'étant faite concurremment dans plusieurs familles.

Pour nous rendre compte de ce que sont ces trachées tubulaires, comme elles coexistent, sauf chez les Caponiides, avec une autre forme de l'appareil respiratoire, les poumons, il nous faut maintenant voir quels sont les rapports que présentent entre eux ces deux sortes d'organes.

CHAPITRE IV

HISTORIQUE DE LA QUESTION DE L'HOMOLOGIE DES TRACHÉES DES ARAIGNÉES

Description des poumons. — Il est d'abord nécessaire de rappeler comment sont faits les poumons des Araignées. Si on résume les observations de Bertkau [**72**], Mac Leod [**84**], Schimkewitsch [**84**], Berteaux [**89**], A. Schneider [**92**], on peut en donner la description suivante.

Chez les Aranéides Dipneumones la face ventrale de l'abdomen offre un sillon, le *pli épigastrique*, présentant au milieu l'orifice génital et à droite et à gauche les stigmates de la 1re paire donnant accès dans des poumons (sauf chez les Caponiides où ils conduisent comme ceux de la 2e dans des trachées). Ce pli du tégument, qui réunit ainsi ces deux stigmates, a été décrit souvent à tort comme un canal de communication entre les poumons.

Chaque poumon constitue une cavité renfermant un certain nombre de minces lamelles, horizontales, c'est-à-dire parallèles à la face ventrale. Ces lamelles, ou *feuillets pulmonaires*, sont attachées par leur bord antérieur et, pour la plupart, par leurs bords latéraux et sont libres à leur bord postérieur. Entre ces lamelles, et limitées par elles deux à

deux, se trouvent des cavités aplaties, les *espaces interlamellaires* qui débouchent en arrière dans une cavité commune, le *vestibule*, s'ouvrant à l'extérieur par le stigmate ; l'air pénètre ainsi dans le vestibule et les espaces interlamellaires.

Les poumons sont tapissés intérieurement par une cuticule chitineuse, prolongement de celle du tégument externe.

Chaque feuillet est formé par un pli de cette cuticule, aplati et creux. La cuticule de sa face ventrale est lisse, celle de sa face dorsale est couverte d'épines chitineuses, anastomosées ou non par des branches transversales reliant leurs sommets. Entre ces deux cuticules se trouve à l'intérieur du feuillet une cavité, l'*espace intralamellaire*, où pénètre le sang. Ces deux cuticules sont d'ailleurs réunies par un grand nombre de colonnettes protoplasmiques, les *piliers intralamellaires*, entre lesquels circule le sang. Ces piliers, qui renferment en général deux noyaux seraient, pour Mac Leod, divisés en deux par une membrane et seraient formés par suite chacun de deux cellules fusionnées. De plus, d'après cet auteur, dans chaque pilier il y aurait une partie plus réfringente anhiste, appelée par lui *portion musculaire*. Berteaux n'a vu ni cette membrane de séparation, ni cette portion musculaire.

Les espaces intralamellaires des feuillets pulmonaires débouchent dans un sinus sanguin qui entoure le poumon et d'où le sang est ensuite emmené par la veine pulmonaire au péricarde. Ce sinus peut être considéré comme le prolongement postérieur de la veine pulmonaire. Sa paroi supérieure (dorsale) se confond avec la couche conjonctive des organes voisins et sa paroi inférieure (ventrale) avec la couche conjonctive du tégument (Schimkewitsch). Ce sinus sanguin qui constitue ainsi une enveloppe externe au poumon, est formé par la réunion d'espaces compris entre des colonnettes cellulaires (semblables aux piliers intralamellaires) rattachant la cuticule des lamelles pulmonaires au tégument externe et aux organes voisins (Mac Leod).

Il est aisé de voir qu'on peut interpréter le poumon de deux façons. Ou bien, considérant les feuillets pulmonaires, on les regardera comme des lamelles pleines de sang constituant des évaginations dans une chambre à air et on aura une branchie. Ou bien, considérant les cavités interlamellaires on les regardera comme des espaces aériens constituant des invaginations dans un sinus sanguin et on aura une trachée, qui présentera seulement une forme un peu particulière.

Historique de l'homologie des trachées. — *Première période allant jusqu'à 1881.* — Tandis que jusqu'alors les poumons et les trachées des Arachnides étaient regardés comme deux formes d'organes respiratoires complètement différentes, Leuckart (1849), le premier, émit l'idée que ces poumons n'étaient que des trachées modifiées : si, en effet, on s'adresse aux Dysdérides, de même que, pour les trachées, de chaque stigmate part un large tronc qui se résoud en un faisceau de tubes simples non ramifiés, de même, pour les poumons, chaque stigmate conduit dans un sac du fond duquel s'échappe une quantité de tubes aplatis et non ramifiés.

Leydig (1855) se rallia à cette manière de voir que les poumons n'étaient que des bouquets de trachées.

Bertkau (1872) homologua de même, chez les Dysdérides, le vestibule et les feuillets du poumon respectivement au tronc principal et aux tubules de la trachée, et proposa dès lors de remplacer le terme de poumons par celui de *Fächertracheen*, opposé ainsi à *Röhrentracheen*.

Mais, de 1881 à 1885, parurent les mémoires de Ray Lankester, dans lesquels, montrant l'étroite affinité des Arachnides et des Pœcilopodes, il essaya d'établir l'homologie des poumons des Scorpions et des branchies des Limules. Il émit successivement plusieurs hypothèses sur le mode probable de dérivation des poumons des Arachnides terrestres aux dépens des branchies d'une forme ancestrale

aquatique. Mac Leod et Kingsley cherchèrent aussi dans cette direction. Par suite, dès lors, les poumons étant dérivés des branchies, les trachées doivent dériver des poumons.

Aussi à partir de ce moment, nous sommes en présence de deux écoles, les uns partageant l'opinion ancienne : « les poumons sont des trachées modifiées » ; les autres adoptant la nouvelle : « les poumons viennent des branchies et les trachées dérivent par suite des poumons ».

La question de l'homologie des poumons des Arachnides avec les branchies des Limules se trouve exposée entièrement dans le mémoire de Simmons (1894), auquel nous renvoyons, n'ayant à en parler ici qu'incidemment.

Nous n'insisterons pas non plus sur ce qui se rapporte au Scorpion. Car les poumons de cet animal, d'après les recherches de Laurie (1890-1892) (qui admet qu'ils dérivent d'appendices comparables aux branchies de la Limule, invaginés ou plutôt enfoncés dans une cavité de la surface abdominale), sont moins primitifs que ceux des Araignées : ils ont une évolution plus avancée : en effet, tandis que chez les Araignées les lamelles pulmonaires restent, comme elles apparaissent, presque parallèles à la face ventrale, chez les Scorpions, elles apparaissent dans cette position et ce n'est que postérieurement, par un mouvement de torsion, qu'elles deviennent perpendiculaires à cette face, position définitive qu'elles ont chez l'adulte.

Nous nous occuperons donc seulement des travaux où il est parlé, ne serait-ce du reste qu'accessoirement, de l'appareil respiratoire chez les Aranéides.

Deuxième période commençant en 1881. — La question des rapports des trachées et des poumons chez les Araignées a été abordée par l'anatomie et par l'embryogénie. Nous commencerons par les mémoires relatifs à l'anatomie.

Mémoires sur l'anatomie. — Mac Leod, en 1880, identifiait encore les trachées des Insectes et celles des Arach-

nides : alors, pour lui, les poumons n'étaient que des paquets de trachées modifiées dans leur forme et dans leur structure. Mais en 1884 (acceptant d'ailleurs l'homologie des poumons et des branchies) il arrive à admettre, par une comparaison de leur structure chez l'Argyronète, que les trachées dérivent des poumons, et, de plus, il croit pouvoir expliquer comment du poumon on passe à la trachée. Remarquant que, dans le poumon, la chambre aérienne la plus dorsale est cylindrique et à parois chitineuses plus épaisses avec épines sur ses deux faces dorsale et ventrale, il voit dans cette chambre le germe d'une trachée. De là, toutes les autres lamelles pulmonaires s'atrophiant et cette dernière chambre se développant et produisant par des invaginations de sa paroi un grand nombre de branches, on arrive à un système trachéen.

En 1884 également, Schimkewitsch critique Mac Leod quand celui-ci compare la cavité pulmonaire à un tronc trachéen et les espaces interlamellaires aux cavités des rameaux secondaires du tronc. En effet, Schimkewitsch admet que la paroi des trachées est formée de trois couches : tunique externe conjonctive, tunique moyenne chitinogène et tunique interne cuticulaire ; dès lors, pour que la comparaison de Mac Leod soit exacte, chaque cavité secondaire du poumon devrait être entourée par ces trois tuniques et les deux couches cellulaires chitinogènes devraient être, à l'intérieur de chaque lamelle pulmonaire, séparées par deux couches de la tunique externe. Pour Schimkewitsch, cette tunique externe s'est retirée du poumon et n'a pas suivi les rameaux secondaires du tronc principal : elle leur forme une membrane d'enveloppe constituant le vaisseau pulmonaire : c'est la paroi du sinus sanguin entourant le poumon. Il regarde pourtant d'ailleurs les poumons comme une modification des trachées en faisceaux.

Haase (1885), dans un travail sur l'appareil respiratoire des Myriapodes, admet que les trachées des Scutigères constituent une forme reliant les Fächertracheen et les Röhren-

trachéen des Aranéides, notamment des Thomisides.

Pour Weissenborn (1886), les poumons et les trachées sont les modifications d'un seul et même organe. Il n'accepte ni la théorie de Ray Lankester qui fait dériver les poumons des branchies des Limules, ni les raisons pour lesquelles Bertkau et Schimkewitsch considèrent les poumons comme plus primitifs que les trachées. Sa principale objection est l'existence de stigmates trachéens thoraciques chez les Galéodes, que la segmentation de leur céphalothorax indique pourtant comme des formes primitives. D'après Weissenborn, les organes respiratoires des Arachnides peuvent être regardés, non comme des branchies transformées, mais comme des modifications des trachées des Péripates, Myriapodes et Hexapodes, les formes les plus primitives des trachées étant celles des Péripates. Tout l'appareil respiratoire des Arachnides résulte de diverses complications de trachées tubulaires, complications dues tantôt au raccourcissement de l'abdomen avec fusion de ses segments, ce qui entraîne une régression des trachées (Aranéides), tantôt au perfectionnement du squelette externe, ce qui amène une étroite localisation de la fonction respiratoire (Scorpionides). Weissenborn paraît d'ailleurs près d'accepter que les trachées proviennent de glandes cutanées.

En 1888, nous arrivons à un travail de Cröneberg sur les Pseudoscorpionides ou Chernétides. D'après Stecker (1876) chez les Chernétides (*Garypus*, *Gibbocellum*), tandis que des deux stigmates antérieurs partent de gros troncs avec rameaux et fil spiral, les deux stigmates postérieurs sont des plaques perforées en cribles, où s'ouvrent des buissons de tubules simples sans fil spiral. Mais parfois, bien que rarement (*Chernes cimicoïdes*), ces tubules surmontent un court tronc, et, en tout cas, Weissenborn regarde ces faisceaux de tubules comme des trachées tubulaires dont le tronc principal est entré en régression. Cröneberg, s'appuyant alors sur ce que les trachées des Chernétides, qui ont d'une part la même structure que celles des Aranéides,

ressemblent d'autre part aux trachées *céphalothoraciques* des Acariens et des Solifuges, qui, elles, ne peuvent être homologuées, comme les poumons *abdominaux* des Scorpions et des Araignées, aux branchies de la Limule, en conclut, avec Weissenborn, qu'il faut rejeter cette homologie et tenir les poumons des Scorpions et des Aranéides pour une modification secondaire des trachées.

En 1889, Berteaux admet bien que la deuxième paire de poumons des Tétrapneumones a pour analogues morphologiques la paire de trachées des Dipneumones, mais il se refuse à accepter que les poumons soient des trachées modifiées.

D'abord, au point de vue de la structure à l'état adulte, il combat l'opinion de Mac Leod, d'après laquelle chaque pilier intralamellaire se ferait par la fusion de deux cellules placées en regard et dont la séparation serait encore indiquée par une ligne transversale ; comme il n'a jamais vu cette ligne, il émet l'avis que les piliers sont au contraire unicellulaires, souvent il est vrai à plusieurs noyaux, et dès lors il regarde les lamelles pulmonaires avec leurs piliers comme constituant un épithélium interrompu produisant une cuticule sur ses deux faces et creusé de sinus sanguins.

D'autre part, au point de vue morphogénique, interprétant les figures d'un mémoire de Locy (travail dont nous parlerons plus loin) contrairement d'ailleurs à cet auteur, qui décrit les piliers comme bicellulaires, Berteaux dit que les lamelles pulmonaires à leur début sont formées d'une seule couche de cellules.

Par suite, il établit chez les Araignées une profonde différence entre la trachée et le poumon : tous deux commencent bien par être une invagination ectodermique ; mais la trachée se développe à la surface de ce cul-de-sac primitif par un système de ramifications tubulaires, c'est-à-dire d'évaginations ectodermiques secondaires ; au contraire dans le poumon, loin de considérer les espaces interlamellaires comme les évaginations extérieures d'un sac primitif

peu profond (le vestibule), il faut, d'après Berteaux, regarder les lamelles comme le résultat d'une série de soulèvements de la paroi du sac primitif, qui pénètrent dans l'intérieur de ce sac, sous forme de bourgeons aplatis, solides à leur début. Berteaux conclut à l'homologie des lamelles pulmonaires des Arachnides avec les lamelles branchiales des Pœcilopodes et des Crustacés Edriophthalmes. En somme, pour son hypothèse, Berteaux s'appuie principalement sur ce fait que chaque lamelle serait formée d'une seule couche de cellules.

D'après A. Schneider (1892), le poumon, après traitement par la potasse, se montre comme un peigne trachéen.

Pour Sinclair (1892), les organes respiratoires des *Scutigera* sont intermédiaires entre les trachées des Myriapodes et les poumons des Araignées : il croit que les trachées ont donné les poumons et il établit une série qui comprend à la base les trachées, puis successivement les organes de la Scutigère, les poumons des Araignées et enfin ceux des Scorpions.

De même, selon Kennel (1892), les poumons dérivent du vestibule de trachées, dont les branches d'autre part se sont atrophiées.

En 1893-94, H.-M. Bernard rejette la théorie qui déduit les trachées des Arachnides des branchies *abdominales* d'un ancêtre Limuliforme et, pour cela, il insiste surtout sur la nécessité où cette théorie met de séparer les trachées *céphalothoraciques* des Acariens et des Solifuges pour les considérer comme une nouvelle formation. Regardant d'ailleurs les poumons simplement comme un arrangement particulièrement concentré des tubes trachéens, il admet que les trachées, y compris les poumons, de tous les Arthropodes ont leur origine dans des glandes sétipares graduellement modifiées pour la respiration ; d'après lui, en effet, les glandes à poison des chélicères, les glandes maxillaires des pédipalpes, les glandes coxales, les poumons, les trachées, les glandes séricigènes sont tous homologues des glandes

sétipares ou aciculaires de l'Annélide trachéate originelle.

Malc. Laurie (1894), combattant l'opinion de Bernard (1), n'accepte pas que les poumons des Arachnides soient dérivés des trachées, et cela pour plusieurs raisons : 1° les poumons sont caractéristiques des deux ordres les plus primitifs, les Scorpions et les Pédipalpes, tandis que chez les Araignées où il y a Tétrapneumones et Dipneumones, ce sont les formes supérieures, les Dipneumones, qui ont des trachées ; 2° la similitude des trachées des Arachnides et de celles des Insectes a été exagérée ; 3° le développement des poumons des Phrynes montre qu'ils surgissent évidemment comme replis de la paroi postérieure des appendices abdominaux. D'après Laurie, il faut admettre que les trachées ont été dérivées des poumons deux fois au moins à l'intérieur de la classe des Arachnides : 1° chez les Araignées où les Tétrapneumones et les *Liphistius* doivent être regardés comme étant des formes inférieures ; 2° chez les Phalangides, les Pseudoscorpionides et les Solifuges. Chez les Aranéides Dipneumones, la paire postérieure de poumons est donc, selon Laurie, remplacée par des trachées qui se développent par une extension de la chambre à air du poumon, ainsi que cela a été suggéré par Mac Leod.

Pour J. Wagner (1895), les organes respiratoires chez les Aranéides, comme chez les Scorpionides et les Pédipalpes, sont des poumons, qui ne sont d'ailleurs que des branchies transformées, et les trachées des Dipneumones ne sont que des modifications de ces poumons : au contraire, chez les autres Arachnides, Acariens, Solifuges, etc., où il y a, dans beaucoup de cas, des stigmates au céphalothorax, les trachées se développent, ainsi que celles du Péripate, comme des glandes cutanées isolées. Par cette distinction tomberait la principale objection de Weissenborn.

Mémoires sur l'embryogénie. — Passons maintenant aux auteurs qui ont étudié l'embryogénie des organes respi-

(1) Déjà vivement critiqué par Hansen [93].

ratoires chez les Aranéides : ils se sont d'ailleurs occupés surtout du poumon.

En 1886, Bruce, qui étudia plusieurs espèces d'Araignées, observa le premier un stade sûr du développement des poumons et vit que les lamelles pulmonaires se forment comme des plis se produisant à la surface de l'appendice abdominal avant son enfoncement.

D'après la description et les figures de Locy (1885-86), chez l'*Agelena nævia*, chaque poumon apparaît comme une invagination dont une des parois plus épaisse est formée d'une grande masse de cellules disposées en rangées parallèles, qui bientôt se groupent *in situ* deux par deux; chaque ensemble de deux doubles rangées ainsi constituées forme les deux parois d'un sac creux aplati qui devient une lamelle pulmonaire : dans chaque double rangée, les cellules en regard se fusionnent pour former les piliers intralamellaires. Les deux faces de la lamelle sont revêtues de chitine, lisse pour la face ventrale, au contraire couverte de petites épines pour la face dorsale. Quant aux trachées, Locy se borne à dire qu'elles sont produites par des invaginations.

En 1887, Schimkewitsch étudia le développement de la *Lycosa saccata*. Les trachées et les poumons se forment, d'après lui, par invagination de l'ectoderme. Les trachées sont représentées par un tronc principal d'où partent quatre branches secondaires; leur paroi est formée d'une tunique interne homogène, d'une couche épithéliale ectodermique et d'une tunique externe mésodermique. Chaque poumon embryonnaire consiste en une vraie trachée disposée en faisceau : le tronc principal se divise en cinq branches secondaires. La seule différence avec la trachée, c'est l'absence de la tunique externe sur le poumon de l'embryon comme sur celui de l'adulte.

En 1887 également, Morin, qui a fait des recherches sur les *Theridion*, *Pholcus*, *Drassus*, *Lycosa*, dit que les poumons proviennent de deux enfoncements ectodermiques à la

base de la première paire d'appendices abdominaux, qui se transforment eux-mêmes en opercules externes pour ces poumons.

Kishinouye (1891), qui a étudié l'embryogénie des *Agelena*, *Lycosa*, etc., est d'accord avec Locy pour le mode de formation des lamelles pulmonaires : pour ces deux auteurs, en effet, le poumon naît comme une invagination ectodermique en forme de poche dont une des parois plus épaisse est constituée par des cellules disposées en rangées parallèles, et chaque lamelle pulmonaire est produite par l'adhérence de deux de ces rangées cellulaires. Kishinouye précise, en outre, le lieu où se montre cette invagination : c'est dans la partie basale du premier appendice abdominal (1). De plus, dans celle du deuxième (2), il a vu se produire une autre invagination ectodermique qui prend la forme d'un tube profond : c'est la trachée. Pour Kishinouye, les poumons ne sont rien autre chose que les branchies lamellaires de la Limule, celles-ci étant formées comme des excroissances de l'ectoderme à la surface postérieure des appendices abdominaux. La trachée peut ensuite avoir été dérivée des poumons.

Kingsley, qui avait critiqué en 1887 la manière de voir de Schimkewistch, déclare, en 1893, dans son mémoire sur l'embryologie de la Limule, que les ressemblances entre les poumons des Arachnides et les branchies de la Limule sont parfaites sous les deux points de vue de l'histologie et de leur développement en dépendance avec les appendices abdominaux. D'autre part, l'homologie entre les poumons et les trachées des Araignées ayant été démontrée par Leuckart, et les poumons existant chez les Scorpions, les plus primitifs des Arachnides, tandis que les trachées se retrouvent seules dans les groupes les plus aberrants,

(1) Ce premier appendice abdominal appartient au deuxième segment de l'abdomen, le premier segment ne portant pas d'appendice, comme l'a observé Schimkewitsch.

(2) C'est-à-dire, d'après la remarque de la note précédente, l'appendice du troisième segment abdominal.

Kingsley en conclut que les poumons sont primitifs et que les trachées sont des organes dérivés. De plus, chez les Crustacés Oniscides, on voit s'effectuer directement la conversion des branchies en tubes trachéens. D'ailleurs, le développement des organes respiratoires en connexion avec les appendices chez les Arachnides et la Limule les fait ressembler entre eux et aux Crustacés et différer des autres Trachéates (Hexapodes et Myriapodes). En effet, il n'y a aucune relation entre les trachées des Araignées et celles des Hexapodes, car : 1° chez les Hexapodes et chez les Myriapodes Chilopodes les stigmates sont placés extérieurement ou dorsalement par rapport aux appendices, et leurs trachées ne se développent jamais en connexion avec ces appendices, mais sont dérivées de glandes dermiques ; 2° l'absence, constatée par Plateau chez les Arachnides, des mouvements respiratoires si caractéristiques des Hexapodes et Chilopodes, s'oppose à une origine commune de toutes les trachées d'Arthropodes ; 3° la présence du fil spiral dans les trachées des Arachnides, comme dans celles des Hexapodes, tient uniquement à des nécessités mécaniques. En un mot, les trachées des Araignées et celles des Hexapodes sont des organes homoplastiques et non homologues.

Simmons (1894) a observé le développement de l'*Agelena nævia* et du *Theridion tepidariorum.* L'appendice du somite VIII est séparé du somite IX par un sillon profond dirigé en avant : cet enfoncement devient, avec la croissance, de plus en plus marqué et donne une cavité dont la paroi extérieure est formée par l'appendice. Cette cavité constitue le sac pulmonaire et l'ouverture de l'enfoncement persiste comme stigmate. Ce sac pulmonaire est de contour irrégulier : sa paroi intérieure est légèrement onduleuse, tandis que sa paroi extérieure, c'est-à-dire la surface morphologiquement postérieure de l'appendice, a son ectoderme plissé : ces plis sont les rudiments des feuillets pulmonaires ; de ces feuillets, le plus développé est le plus distal, la partie en voie de croissance de l'organe étant à la base de l'appendice.

Les poumons naissent donc comme des invaginations sur la face postérieure des appendices du deuxième somite abdominal, et ces appendices s'enfoncent comme l'avait supposé théoriquement Kingsley. Simmons conclut à l'exacte homologie des poumons des Araignées et des branchies des Limules.

De même, pour les trachées, derrière l'appendice du somite IX, c'est-à-dire du troisième somite abdominal, se produit un enfoncement qui donne naissance au stigmate, mais le sac qui en résulte ne montre pas d'invaginations de la paroi appendiculaire comme dans le cas des poumons : il y a seulement tout au plus de légères ondulations de cette surface, ondulations que Simmons regarde comme des feuillets pulmonaires avortés. A l'extrémité interne de cet enfoncement, commencent à s'indiquer des rameaux trachéens sous forme d'invaginations comparables à celles qui produisent les lamelles pulmonaires. L'enfoncement grandit en un tube, à l'extrémité duquel les noyaux cellulaires se disposent en un buisson indiquant la place où le tronc se divisera en rameaux. Les trachées doivent donc être regardées comme dérivées des poumons.

La même année (1894), Jaworowski publia un mémoire où il arriva à des conclusions diamétralement opposées. Dans des coupes de stades postérieurs à la réversion de l'embryon de la *Trochosa* (*Lycosa*) *singoriensis*, il a vu, à la partie antérieure de l'abdomen, sous l'appendice de la première paire abdominale, un enfoncement dans la direction dorso-ventrale en forme de sac qui se rétrécit et arrive à être un tube. L'enfoncement en forme de sac donne le vestibule, le tube devient le tronc principal et celui-ci se divise en plusieurs branches que leur transparence et la délicatesse de leurs parois permettent difficilement de suivre. Donc les poumons commencent chez l'embryon par être des trachées ramifiées, comme l'avait indiqué Schimkewitsch.

Le poumon se développe ensuite aux dépens de la trachée embryonnaire par des plis parallèles de la paroi du vesti-

bule. La formation de ces plis, c'est-à-dire des lamelles, commence, ainsi que l'avaient déjà dit Bertkau et Morin, près de la surface inférieure du corps pour s'avancer ensuite vers le tronc principal de la trachée, et le commencement du développement a lieu du côté oral. Bruce avait mal interprété, mais avait vu, le premier, le plissement de la paroi du vestibule. Jaworowsky est d'accord avec Locy pour la description des lamelles.

Contrairement à ce que disent Mac Leod et Locy, le côté *extérieur*, comme le còté *intérieur* (membranes *ventrale* et *dorsale* de Mac Leod), de chaque lamelle, est renforcé par une couche garnie de petits grains chitineux.

Les branches s'échappant dorsalement du tronc principal se résolvent près du vaisseau dorsal en toutes petites ramifications. Jaworowski déclare y avoir observé une membrane chitineuse avec épines vers la face interne, ce qui s'oppose à toute idée de confusion de sa part avec des tendons ou des muscles, comme le pourraient suggérer ses figures.

Entre le vestibule et le tronc principal se trouve un diaphragme fermant dorsalement le poumon.

Le tronc principal de la trachée embryonnaire, avec toutes ses ramifications, devient ensuite rudimentaire et disparaît entièrement, cette régression commençant par les branches et finissant par le tronc principal. Le vestibule seul reste, avec ses plis, pour le poumon. C'est donc le commencement de la trachée, c'est-à-dire son vestibule, qui se plisse pour donner les lamelles pulmonaires, le reste des tubes ramifiés disparaissant chez l'adulte. Jaworowski admet que c'est le développement de la musculature de poumons qui a amené la régression de la trachée.

Il regarde donc comme erronée l'opinion que le poumon prend naissance par enfoncement de l'appendice abdominal et transformation ultérieure de celui-ci en poumon. Il admet avec Morin et Kishinouye que cet appendice abdominal s'aplatit et devient l'opercule du soi-disant poumon.

Quant aux trachées, il en a trouvé sous la deuxième paire

d'appendices abdominaux et il pense que sous chacun de ceux des paires suivantes on doit rencontrer un stigmate et une trachée, mais en régression concomitante avec celle qui frappe les appendices eux-mêmes d'arrière en avant. D'après cela, il faudrait faire remonter les Di- et les Tétrapneumones à des formes polystigmatiques.

Comme il croit non seulement à la parenté des Insectes et des Arachnides les uns avec les autres, mais aussi à leur dérivation d'ancêtres voisins hétéropodes et polytrachéates, Jaworowski n'hésite pas, poussant jusqu'au bout ses conclusions, à considérer avec Simroth la Limule comme un animal terrestre qui s'est adapté à l'eau, et admet la possibilité de la transformation des lamelles respiratoires des soi-disant poumons des Araignées en branchies chez les Limules. En outre, pour lui, la striation transversale des trachées chez tous les Trachéates ne vient pas d'un simple épaississement de la membrane chitineuse, mais de la formation de très délicates lamelles.

Ces conclusions ont été repoussées comme étant contraires aux données de la morphologie et de la paléontologie par Carpenter (1895), qui admet au contraire que les trachées dérivent des poumons.

En 1895, Purcell étudia l'embryogénie de l'*Attus floricola*. D'abord apparaît à la base postérieure du premier appendice abdominal une petite invagination en forme de poche, qui sera le sac pulmonaire. Tandis que chez la Limule les feuillets branchiaux naissent comme des plis saillants au côté postérieur des appendices abdominaux, chez les Arachnides les feuillets pulmonaires apparaissent comme des plis enfoncés sur la face postérieure de ces appendices avant que ceux-ci aient commencé à s'enfoncer au-dessous de la surface du corps, par conséquent complètement en dehors du sac basal, le pli le plus âgé étant le plus ventral. Finalemen, l'appendice entier s'enfonce graduellement au niveau de la surface du corps et la région des plis devient incluse dans le sac pulmonaire agrandi.

D'autre part, dans l'abdomen des Araignées existent trois tendons mésodermiques, ou *endosternites*, sur lesquels s'insèrent des muscles longitudinaux, ventraux et dorsaux. Chez l'embryon, Schimkewitsch a indiqué qu'il existait une liaison provisoire entre ces tendons et la couche chitinogène de la face ventrale de l'abdomen par la formation de replis de cette couche ectodermique s'enfonçant dans l'abdomen et venant se juxtaposer par leurs extrémités internes aux tendons. C'est également ce que dit Purcell : en effet, d'après lui, au niveau des appendices abdominaux ces tendons viennent s'attacher à l'ectoderme et à chaque point d'attache l'ectoderme s'enfonce en une apophyse chitineuse creuse saillante dans l'abdomen. Ces saillies creuses sont les *entapophyses* ou tendons musculaires ectodermiques.

D'après Purcell, les entapophyses correspondant à la première paire d'appendices (poumons) servent comme points d'attache de la paire antérieure d'endosternites abdominaux. Les entapophyses correspondant à la deuxième paire d'appendices s'étirent chacune en un long tube à l'extrémité aveugle duquel est attachée la paire moyenne d'endosternites. Enfin les entapophyses des appendices restants servent de points d'attache à la paire postérieure d'endosternites.

Selon cet auteur, chez les Dysdérides, les trachées sont les homologues d'une deuxième paire de poumons. Chez les Agélénides, Drassides, Epeirides où il y a quatre trachées simples, les tubes latéraux sont les homologues de la deuxième paire de poumons et les tubes médians représentent les entapophyses de la deuxième paire d'appendices. Enfin, chez les Attides, les deux gros troncs principaux sont formés aussi par ces entapophyses, chaque poumon de la deuxième paire n'ayant plus pour homologue qu'une courte apophyse latérale.

CHAPITRE V

VALEUR MORPHOLOGIQUE DES TRACHÉES DES ARAIGNÉES

De l'historique que nous venons d'exposer ressort qu'indépendamment de toute question d'origine, nous en avons deux autres à examiner : 1° l'homologie des trachées des Araignées avec celles des autres Arthropodes ; 2° l'homologie, chez les Aranéides, des trachées avec les poumons.

Comparaison des trachées des Araignées avec celles des autres Arthropodes. — Si, pour répondre à la première question, on compare les trachées entre elles, d'abord au point de vue de la structure, on reconnaît que chez tous les Arthropodes, ces organes, résultant d'une invagination du tégument, sont constitués par une couche cellulaire chitinogène sécrétant vers la lumière du tube une membrane chitineuse, l'*intima*, qui présente souvent un épaississement local en forme de fil spiral.

On avait d'abord cru (Leuckart) que la présence ou l'absence d'un fil spiral dans les trachées établissait une différence essentielle. Quand il n'y avait pas de fil spiral, les troncs trachéens étaient simples, ni ramifiés, ni anastomosés entre eux (Araignées). Au contraire, avec l'existence d'un fil spiral coïncidaient l'arborescence et l'anastomose des trachées (Insectes).

Quant à ce qui est de l'arborescence, chez les Araignées, le fil spiral peut se présenter aussi bien dans des trachées arborescentes (Ulobore) que dans des tubules simples (Dysderides) ; de même, il peut ne pas exister dans des systèmes ramifiés (Thomisides) comme dans des appareils simples (Epeire).

Et quant aux anastomoses, chez les Insectes, malgré la présence d'un fil spiral, les arbres trachéens peuvent être indépendants (Meloides, Pentatomides).

D'un autre côté, pour Mac Leod, l'absence d'épines chitineuses dans les trachées des Insectes est un caractère qui les différencie de celles des Araignées. Mais d'une part, chez ces dernières, dans un certain nombre de cas, il y a un fil spiral sans piquants (troncs principaux de l'Ulobore et tubules des Dysdérides, etc.), et d'autre part, chez les Insectes, Leydig a constaté la présence de soies pointues sur les grosses trachées de la Lampyris, et le fil spiral, d'après Mac Leod lui-même, est remplacé par des épines dans les manchons interstigmatiques occupant le milieu des troncs longitudinaux qui relient les troncs d'origine de deux trachées successives chez l'Oryctes et le Ver à soie.

En réalité, comme l'a montré Leuckart, le fil spiral prend naissance par réunion et fusion de fines granulations qui appartiennent à la cuticule chitineuse sous-jacente et la diversité de formes de l'appareil de soutien des trachées (granulations, piquants simples ou réunis à leur sommet par des branches transversales, fil spiral avec ou sans épines) se réduit au fond à un plus ou moins grand développement, à une plus ou moins parfaite différenciation.

D'autres auteurs ont, au contraire, admis que la présence d'un fil spiral, quel que soit son degré de complication, chez les Araignées comme chez les Insectes, était une preuve évidente de l'homologie de leurs trachées. Mac Leod, puis Laurie et Kingsley ont répondu avec raison que la plupart des tubes cylindriques chitineux que l'on rencontre si souvent chez les Arthropodes sont fréquemment soutenus par un pareil épaississement qui répond à une simple nécessité mécanique.

Quant à la couche chitinogène de la paroi des trachées, c'est, chez les Araignées comme chez les Insectes, une couche cellulaire ectodermique.

Chez les Insectes on a décrit sur les trachées une troisième tunique, la membrane limitante externe, ou *membrane basale*, très fine, parfaitement homogène, de nature chitineuse pour Graber, qui la regardait comme une sécré-

tion de la couche chitinogène au même titre que l'*intima*.

Au contraire, chez les Araignées, Schimkewitsch parle pour les trachées d'une tunique externe conjonctive. D'après Mac Leod [**84**], chez l'Argyronète, de la couche chitinogène partent de nombreux éléments allongés en forme de fibres, semblables aux colonnettes cellulaires qui relient les lamelles pulmonaires au tégument et aux organes voisins. Or, dans les téguments des Araignées, pour Mac Leod et Schimkewitsch, du côté interne de la couche chitinogène est une membrane mince homogène, conjonctive, qui forme, selon Causard, avec les faisceaux conjonctifs sous-tégumentaires le sac conjonctif abdominal et qui est identique avec la couche de tissu conjonctif enveloppant tous les tissus. C'est cette couche conjonctive qui forme sur les trachées la tunique externe de Schimkewitsch et les éléments fibrillaires de Mac Leod.

Ces éléments fibrillaires, reliant les trachées des Araignées aux organes voisins et au tégument, manqueraient chez les Insectes, et ce serait encore là un caractère distinctif pour Mac Leod. Mais Graber a constaté chez la Locuste l'existence d'une membrane reliant la trachée au tégument externe. De plus, chez les Insectes, près de la terminaison des trachées, la membrane limitante externe se confond avec la membrane enveloppante de l'organe dans lequel pénètre la trachée (corps adipeux). D'ailleurs, d'après Mac Leod [**80**], loin d'être chitineuse (comme le croyait Graber), car elle disparaît dans la potasse, elle doit rentrer probablement dans la catégorie des tissus conjonctifs. Dès lors il semble bien que la couche externe soit, chez les Insectes comme chez les Araignées, d'origine mésodermique, ainsi que le dit Schimkewitsch pour ces dernières.

Au point de vue de la structure il n'y a donc pas de dissemblance essentielle entre les trachées des Araignées et celles des Insectes, sans qu'il faille pour cela y voir d'autre homologie que celle résultant du fait que ce sont toutes des invaginations ectodermiques.

D'autre part, l'opposition entre leurs trachées se manifeste pour Kingsley dans l'absence constatée par Plateau [86] chez les Arachnides des mouvements respiratoires si caractéristiques des Insectes. La cause en serait que ces mouvements respiratoires auraient, d'après Mac Leod, leur siège dans les feuillets pulmonaires eux-mêmes grâce à la portion musculaire des piliers intralamellaires. Mais, d'abord personne n'a jamais revu cette fibrille contractile. Ensuite, même si elle existait, ce n'expliquerait en rien le renouvellement de l'air dans les trachées. D'ailleurs, Plateau n'a pas observé davantage de mouvements chez les Phalangides et pourtant leurs trachées ressemblent beaucoup à celles des Insectes.

Une dernière différence entre les Arachnides et les autres Arthropodes trachéates sur laquelle insistent Mac Leod, Kingsley, Laurie, réside dans la position des stigmates. Tandis que chez les Insectes et les Myriapodes Chilopodes les stigmates sont situés du côté dorsal, externes par rapport à l'insertion des appendices, chez les Arachnides ils sont internes et à la face ventrale. Mais, d'une part, chez les Diplopodes, quoique encore externes, ils sont placés à la face ventrale, et de même que les organes respiratoires de la Scutigère parmi les Chilopodes, bien que s'ouvrant dorsalement, font pour Haase et Sinclair le passage entre les trachées et les poumons, les trachées non ramifiées (sauf chez les Glomérides) des Diplopodes rappellent les trachées pulmonaires des Arachnides. D'autre part, chez les Galéodes, les trachées thoraciques ont leurs stigmates en dehors des appendices. Enfin, le fait que chez les Pseudoscorpionides, les stigmates placés chez le *Garypus* entre les arceaux dorsaux et ventraux arrivent dans d'autres formes sur les pièces sternales, et que chez les Acariens on les trouve à des places très différentes, prouve qu'il ne faut pas attacher une importance exagérée à la position des stigmates, puisque nous la voyons varier dans les limites d'un même groupe.

Il est vrai que, d'après Wagner, les trachées de tous ces Arachnides : Acariens, Pseudoscorpionides, Solifuges, etc., ont une origine complètement différente de celles des Aranéides.

Remarquons d'ailleurs que d'abord, sous l'influence des idées de Ray Lankester, pour les auteurs qui, comme Van Beneden [**82**], voyaient dans les Pœcilopodes la souche d'où sont issus les Arachnides, les trachées de tous ceux-ci, Aranéides, Dipneumones, Phalangides, Acariens, etc., auraient été formées d'organes pulmonaires modifiés et seraient dérivées des branchies de la Limule, tandis que les trachées des Insectes et des Myriapodes auraient eu pour origine des glandes cutanées. Depuis, les partisans les plus résolus, comme Wagner, de la théorie de Ray Lankester, ont été obligés d'homologuer à des glandes cutanées, c'est-à-dire aux trachées des Insectes, celles des Pseudoscorpionides, des Phalangides, des Acariens et, pour les Galéodes, au moins leurs trachées thoraciques. Il ne reste donc plus que les trachées des Aranéides pour être différentes de celles des autres trachéates, comme étant formées aux dépens des appendices abdominaux.

Homologie des trachées et des poumons chez les Araignées. — Comparons maintenant chez les Araignées les trachées avec les poumons.

Pour tous les auteurs, sauf Berteaux, les trachées (tout au moins une partie pour Purcell) et les poumons sont, chez les Aranéides, des organes homologues.

En effet, c'est d'abord pour les stigmates l'identité de structure, leur inspection seule, ainsi que le déclare Leuckart, ne permettant pas de dire s'ils conduisent dans des poumons ou des trachées, et ils ont dans les deux cas la même position à la face ventrale (Mac Leod).

Ce sont ensuite la présence d'épines chitineuses semblables dans les trachées comme dans les poumons et l'existence, pour ces deux formes d'organes, d'éléments fibrillaires

les reliant aux organes voisins et au tégument (Mac Leod).

La présence, pour les trachées, d'un canal de jonction entre les troncs principaux des deux côtés, correspondant à une liaison semblable entre les deux stigmates pulmonaires, paraît à Kortschelt et Heider [92] un caractère d'homologie important. En réalité, cette communication, qui n'existe justement pas chez les Dysdérides, formes où se montrent le mieux les rapports entre trachées et poumons, résulte comme nous avons vu, d'un simple pli du tégument.

Quant à la structure des poumons, elle peut facilement se rapprocher de celle des trachées, si on admet, avec Mac Leod, que les piliers intralamellaires sont bicellulaires, c'est-à-dire que les feuillets pulmonaires sont formés, comme l'ont vu Locy, Kishinouye, etc., par un pli ectodermique, dans lequel les cellules de la couche chitinogène s'affrontent, et si on compare dès lors les espaces interlamellaires aux cavités des rameaux secondaires d'un tronc trachéen.

Schimkewitsch [84] objecte que, pour que cette comparaison fût exacte, chaque espace interlamellaire devrait être entouré par les trois tuniques qu'il décrit dans la paroi des trachées, et que par suite, à l'intérieur des feuillets pulmonaires, les deux couches cellulaires chitinogènes devraient être séparées par deux couches de la tunique externe conjonctive.

Leuckart [49] avait répondu d'avance à l'objection de Schimkewitsch en disant : « La membrane d'enveloppe, qui réunit tous les tubes aériens pulmonaires en une masse compacte commune, n'est rien autre que la gaine externe cellulaire ou séreuse du squelette trachéen qui ici ne revêt pas seulement, comme d'ordinaire, les tubes aériens isolés, mais se répand, en forme de pont, des uns sur les autres, tous étroitement serrés, rapport très souvent observé dans les enveloppes externes des organes formés de plusieurs cæcums chez les Insectes ». D'ailleurs, comme nous l'avons dit, cette tunique externe conjonctive des trachées n'est autre que la

couche de tissu conjonctif enveloppant tous les tissus.

Une autre objection a été faite par Berteaux [89], qui considère les feuillets pulmonaires, non pas comme des lamelles creuses à double contour cellulaire, mais comme des bourgeons pleins formés d'une seule couche de cellules. En effet, pour lui, les piliers intralamellaires sont unicellulaires, car il conteste l'existence, indiquée par Mac Leod, d'une ligne transversale correspondant à une membrane séparant le pilier en deux, ligne qui aurait été vue également par Ray Lankester chez un Scorpion (*Androctonus*) et, bien plus, il refuse d'admettre, comme Locy et d'ailleurs, après lui, tous les embryogénistes l'ont observé, la formation de chaque feuillet par deux rangées de cellules. Du reste, même, quand Berteaux, qui homologue les feuillets pulmonaires aux lamelles branchiales des Crustacés, trouve chez le *Gammarus* une ligne transversale dans les piliers intrabranchiaux, il n'hésite pas à déclarer que c'est une production ultérieure : les cellules d'abord indivises (et restant telles dans les piliers intralamellaires des Arachnides) se seraient divisées postérieurement.

Il est évident que si, tout à fait au début (fig. 71, *1*), tant que le pli donnant naissance à une lamelle n'aura pas une longueur et par suite une épaisseur suffisante pour comprendre deux noyaux de front, il ne sera formé que d'une seule couche de cellules, comme d'ailleurs l'a vu Jaworowski dans le tout premier stade ; au contraire, quand ce pli s'accentuera, comprendra deux rangées de noyaux (fig. 71, *2*).

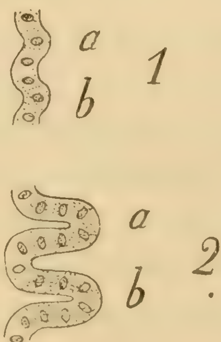


Fig. 71. — Figure schématique représentant deux stades successifs *1* et *2* de la formation de deux lamelles pulmonaires *a* et *b*.

En effet, tous les embryogénistes, à commencer par Locy, dont Berteaux interprète les figures à son gré et contrairement à l'auteur lui-même, parlent de plis *creux*, comme l'avait indiqué Mac Leod, et aucun de bourgeons *solides*, et

cela aussi bien que pour les feuillets pulmonaires des Araignées que pour les lamelles branchiales de la Limule et des Crustacés.

De plus, chez les Araignées, tandis que Berteaux veut que les feuillets pulmonaires soient le résultat de soulèvements de la paroi d'un cul-de-sac primitif saillants à l'intérieur de cette poche, ce sont, pour tous les auteurs qui se sont occupés de leur développement, des plis *enfoncés*, c'est-à-dire des invaginations et non des bourgeons ou plis *saillants*.

Si d'ailleurs nous comparons les trachées et les poumons au point de vue de l'embryogénie, nous pouvons résumer comme il suit les données que nous fournit le développement de ces organes chez les Araignées.

Le poumon débute par une invagination en arrière du premier appendice abdominal (2e segment abdominal), invagination qui donnera le vestibule du poumon. Sur la paroi antérieure de cette poche (par conséquent à la face postérieure de l'appendice), se forment les feuillets pulmonaires par des plis en dedans, c'est-à-dire par des invaginations, même pour Purcell qui est le seul à parler d'une formation de ces plis avant l'enfoncement ultérieur de l'appendice.

La trachée se forme également par une invagination derrière le 2e appendice (3e segment). La seule différence, c'est que, tandis que les invaginations secondaires prennent la forme d'enfoncements aplatis lamellaires pour les poumons, elles prennent celles d'enfoncements tubulaires pour les trachées.

De fait, c'est toujours au début dans l'un et l'autre cas un plissement que, d'après les coupes, on pourra interpréter à volonté selon trois points de vue : 1° en considérant tantôt les saillies (Berteaux), tantôt les enfoncements (Bruce), Kishinouye) ; 2° en disant que les plis commencent (Simmons) ou s'effacent (Jaworowski) ; 3° en regardant ces invaginations comme lamellaires (Simmons) ou tubulaires (Jaworowski).

Donc, d'après tous les auteurs, les deux sacs pulmonaires et les deux troncs principaux trachéens commencent par être quatre invaginations ectodermiques à la partie postérieure des deux premières paires d'appendices abdominaux. Si dans chaque invagination la paroi antérieure (c'est-à-dire la surface postérieure de l'appendice) se plisse, c'est un poumon ; si son fond se creuse, c'est une trachée.

D'après les auteurs antérieurs à Simmons et Jaworowski, ces deux complications (plissement et formation de tubes) ne se produisent pas à la fois dans une même invagination.

Pour Simmons, il y aurait d'abord plissement de la paroi antérieure dans les quatre invaginations, mais dans les deux postérieures ce plissement serait suivi de ramification du fond et, lui, disparaîtrait.

Pour Jaworowski, dans les quatre il y aurait d'abord ramification du fond, mais dans les deux antérieures cette ramification serait suivie de plissement et, elle, disparaîtrait.

Avec Purcell un élément nouveau intervient ; car, selon lui, outre ces quatre invaginations latérales, il s'en ferait, entre autres, quatre médianes qui seraient des entapophyses, et alors : Chez toutes les Araignées (sauf les Caponiides), sur les quatre invaginations antérieures, les deux latérales formeraient les poumons, les deux entapophysaires médianes ne donneraient rien au point de vue respiratoire. Quant aux quatre invaginations postérieures : chez les Théraphoses, Hypochilides et Dysdérides, les entapophysaires ne fourniraient rien de respiratoire, les latérales produiraient des poumons (Théraphoses, Hypochilides) ou des trachées (Dysdérides) ; dans la majorité des Araignées, elles deviendraient, toutes les quatre, des trachées ; enfin chez les Attides, les latérales ne donneraient rien, les médianes entapophysaires fourniraient l'appareil trachéen tout entier.

De la sorte, finalement même chez les Aranéides, une

partie des trachées seraient de simples invaginations, c'est-à-dire ne seraient pas formées aux dépens des appendices.

Or il semble bien que, dans le cas d'un appareil constitué par quatre trachées, cette opinion de Purcell sur l'origine des trachées médianes, comme provenant de tendons ectodermiques, soit d'accord avec ce qu'a vu Jaworowski ; car, dans les figures de ce dernier, sur trois branches que présente la trachée embryonnaire (dont le vestibule deviendra le poumon), il y en a une qui paraît être en effet une entapophyse et par suite cette trachée embryonnaire comprendrait, avec un vestibule commun, à la fois l'invagination latérale et l'invagination médiane entapophysaire. La seule différence avec Purcell, c'est qu'au lieu d'être deux invaginations distinctes, elles seraient réunies à leur base constituant ainsi une entrée commune pour le futur poumon et pour l'entapophyse.

Si, en outre, il se forme un pli secondaire du tégument réunissant le vestibule de droite avec celui de gauche, nous aurons ainsi un orifice unique conduisant dans une chambre d'où partiront deux tubes qui se diviseront en plusieurs branches dont une sera une entapophyse : c'est exactement l'appareil que j'ai décrit chez les *Chorizomma* (fig. 64).

Quant au cas plus simple où les entapophyses médianes restent, chacune respectivement, indépendantes des invaginations latérales elles-mêmes peu développées, c'est précisément, avec toutefois en plus une réunion de ces quatre formations par un pli commun du tégument, ce que j'ai observé chez les *Filistata* (fig. 12). Chez les *Holocnemus*, d'une part, les invaginations latérales n'existent pas et il n'y a que les deux entapophyses. D'autre part, au contraire, outre ces entapophyses, les invaginations latérales sont développées en tubes simples chez les *Palpimanus*, ramifiés chez les *Otiothops*.

Chez l'*Epeira* on assiste à la transformation, indiquée par Purcell, de ces entapophyses en deux tubes. L'étude de leur

terminaison, que j'ai exposée au début de ce travail, m'a montré en effet que ces tubes médians se présentent comme des tendons creux et allongés venant s'attacher par leurs extrémités sur les tendons moyens de l'abdomen. Les trachées médianes, courtes chez l'*Epeira*, longues chez les *Tetragnatha*, *Tegenaria*, etc., proviennent donc bien de l'étirement de tendons ectodermiques, ou entapophyses, reliant au tégument les tendons moyens mésodermiques abdominaux, ainsi que le dit Purcell.

En résumé, les poumons et les trachées prennent naissance par une invagination (vestibule du poumon, tronc principal de la trachée). Si cette invagination plisse sa paroi antérieure, c'est un poumon ; si elle se ramifie, c'est une trachée. En outre, plus près de la ligne médiane, se forme une autre invagination ectodermique qui, venant par son extrémité se joindre à l'endosternite moyen de l'abdomen, constitue une entapophyse et reste parfois à cet état. Mais souvent, d'autre part, elle se réunit par sa base à l'invagination précédente, dont elle se présente ainsi comme une branche. Alors, le stigmate se déplaçant vers les filières, elle participera à l'allongement de tout l'appareil (Epeire) et, son sommet pouvant se montrer ramifié, d'abord très peu chez l'Epeire, puis d'une façon de plus en plus accentuée chez les *Agelena*, *Cicurina*, etc., elle pourra donner ainsi une partie de l'appareil trachéen.

Mais il n'en est pas toujours ainsi : pour Purcell, chez les Dysdérides les entapophyses n'interviennent pas dans la formation du système trachéen qui est tout entier l'homologue d'une deuxième paire de poumons. Il est de fait que, par leur position et leur aspect, comme par la séparation complète de leurs stigmates, les trachées dans cette famille paraissent totalement équivalentes de poumons. Cela devient encore plus frappant quand on considère chez les Caponiides la première de leurs deux paires de trachées, qui est manifestement par sa situation l'homologue de poumons et qui, d'autre part, par sa ressemblance avec les trachées des

Dysdérides (bien que celles-ci correspondent à la deuxième paire), fournit un argument de plus en faveur des homologies pulmonaires de ces dernières.

Dans le cas où, avec les invaginations correspondant à une deuxième paire de poumons, les entapophyses prennent part à la constitution de l'appareil trachéen, ces quatre formations ne restent pas indépendantes les unes des autres. D'abord elles se réunissent généralement en un vestibule commun. En outre, parfois, les médianes sont concrescentes à la base (entapophyses des *Filistata,* tronc médian des *Epeira*) ou même sur toute leur longueur (apophyse impaire des *Scytodes* et *Loxosceles*). Mais le plus souvent la concrescence se produit respectivement à droite et à gauche entre le tube médian et le tube latéral. Si cette soudure ne se fait qu'à la base, nous aurons deux très courts troncs latéraux se bifurquant presque aussitôt (*Tegenaria*, *Thomisidæ*). Si elle s'établit sur une plus ou moins grande hauteur et si, en même temps, il y a ramification, nous aurons de chaque côté un tronc principal avec branches, où il deviendra impossible, sauf chez les *Chorizomma,* de reconnaître la part qui revient à l'entapophyse primitive.

Remarquons que, dans le cas d'un appareil de deux troncs principaux, il pourra ou bien se rapprocher de celui des Dysdérides et alors être tout entier homologue de poumons, ou bien se rattacher à celui des Chorizomma c'est-à-dire comprendre en plus une partie d'origine entapophysaire : les trachées des *Dictyna* paraissent appartenir au premier de ces types, celles des *Cybæus* au deuxième.

En tout cas, l'opinion de Purcell sur les trachées des *Attidæ*, auxquelles il donne une origine entièrement entapophysaire, ne me semble pas acceptable. Je n'ai observé dans aucun genre les rudiments latéraux qui, à la base des troncs principaux, représenteraient ici, d'après lui, les poumons de la deuxième paire : à moins qu'il ne s'agisse des branches qui se détachent, en effet, de ces troncs dès leur base, mais qui alors sont parfaitement comparables à celles que l'on

rencontre à la même place dans tous les systèmes arborescents (Anyphæna, Zodarion, Uloborides). Dès lors, je ne vois pas de raisons d'attribuer aux trachées des Attides une origine différente de celle des autres appareils ramifiés qui, dans une même famille, se montrent si fréquemment remplacer, dans des genres voisins, les quatre tubes simples ordinaires, qu'il en résulte une forte présomption en faveur de leur homologie avec ceux-ci, surtout quand, comme nous l'avons dit, on trouve des formes de passage. Or, c'est précisément le cas chez les Attides où, à côté des trachées simples des *Lyssomanes*, on trouve, avec toutes les transitions intermédiaires, chez les *Ballus* deux troncs principaux, pour lesquels, quand on les voit de plus pénétrer dans le céphalothorax, il est difficile d'admettre qu'ils soient uniquement formés, eux et leurs rameaux, par des entapophyses abdominales, sans rien d'homologue avec les poumons.

D'un autre côté, Bertkau [**72**] supposait que, des quatre trachées existant chez la plupart des Araignées, les deux internes et les deux externes correspondaient respectivement aux troncs céphalothoraciques et aux troncs abdominaux des Dysdérides, et que, si elles étaient alors dirigées toutes les quatre en avant, c'était par suite du déplacement du stigmate vers les filières. Ceci ne me paraît pas non plus exact, car ainsi les troncs céphalothoraciques, étant les représentants des trachées internes de l'Epeire, seraient les homologues d'entapophyses, tandis que nous avons vu qu'au contraire ils sont bien plus probablement ceux d'une deuxième paire de poumons. Je pense que les troncs abdominaux doivent être regardés simplement comme des branches des troncs céphalothoraciques, c'est-à-dire sont comparables à celles qui, dans les appareils ramifiés (*Anyphæna*, *Prodidomus*, *Zodarion*, *Uloboridæ*, *Attidæ*), se détachent dès la base des troncs principaux correspondant, eux (au moins en partie), aux troncs céphalothoraciques des Dysdérides.

Une autre question, accessoire ici, serait de savoir, si les

trachées, au moins les latérales, étant homologues des poumons, ceux-ci le sont des branchies de la Limule.

Bornons-nous à noter pourtant qu'il existe d'abord des différences de structure. En effet, tandis que dans les feuillets pulmonaires des Arachnides les cellules de la couche chitinogène sont *séparées* les unes des autres sous la cuticule, mais s'affrontent vers l'intérieur du feuillet avec celles de la face opposée pour former des piliers intralamellaires cellulaires d'origine *ectodermique*, où personne n'a revu la portion musculaire indiquée par Mac Leod, au contraire, dans les feuillets branchiaux de la Limule, d'après Mac Leod [84], les deux parois sont tapissées *complètement* par la couche chitinogène et sont reliées çà et là, en guise de piliers, par des groupes d'éléments fibreux qui, décrits également par Kingsley, sont pour lui *mésodermiques*.

Ensuite, remarquons que, dans le développement, comme le fait observer Purcell, chez la Limule les lamelles branchiales naissent comme des plis *saillants* et chez les Arachnides les feuillets pulmonaires sont formés comme des plis *enfoncés* : ce n'est pas que nous voulions du reste attacher à cette distinction entre évaginations et invaginations plus d'importance qu'il ne convient, car dans une surface qui se plisse on peut regarder comme importants soit les saillies, soit les enfoncements, les coupes ne permettant guère d'être bien affirmatifs.

D'ailleurs, l'hypothèse de l'homologie des poumons des Arachnides avec les branchies des Pœcilopodes repose sur la tendance qu'on a eu à admettre que, parce qu'un animal A paraissait dériver d'un animal B ou, pour parler plus exactement, parce que A et B semblaient avoir un ancêtre commun C, il fallait forcément que leurs organes respiratoires fussent les modifications du même appareil. En vertu de ce raisonnement, parce qu'on admet que les Arachnides descendent d'une forme voisine de la Limule, comme celle-ci, qui vit dans l'eau, a des branchies, il faut que les poumons ou les trachées de ceux-là, qui vivent dans l'air,

dérivent de ces branchies. Ainsi, trouvant des poumons chez les Scorpions, des trachées chez les Aranéides, des branchies chez les Limules, on a conclu à l'identification de ces trois sortes d'organes.

Il est plus plausible d'accepter que les besoins respiratoires qu'entraînait une vie terrestre, ont nécessité le développement d'invaginations qui ont pris une forme soit lamellaire (poumons), soit tubulaire (trachées), sans qu'il y ait à tenir compte de ce qui avait pu se produire chez des ancêtres placés dans d'autres conditions de milieu.

Les trachées et la phylogénie. — D'un autre côté, leur homologie étant reconnue, il resterait à prouver que les poumons sont primitifs et que les trachées sont des organes dérivés, ainsi que l'admettent les auteurs qui font provenir les poumons de branchies.

Pour Bertkau [**78**], les Théraphoses étant les Aranéides primitifs, les Dysdérides, parmi les *Araneæ veræ*, étaient les formes les plus inférieures (1), à cause de la simplicité de leur appareil génital et parce que la séparation complète de leurs deux stigmates trachéens placés près des poumons est, en effet, un caractère d'ancienneté. Au contraire, dans les formes qu'il tenait pour supérieures comme l'Epeire, les organes sexuels ont atteint le plus haut degré de complication et, avec un stigmate reculé près des filières, l'appareil trachéen est très peu développé.

L'Araignée qui se montre la plus primitive en raison de la segmentation (?) de son abdomen et qui forme, parmi les Théraphoses, le genre *Liphistius*, présente en effet quatre poumons. Mais si on considère comme un caractère primitif que chez les Dysdérides les deux paires de stigmates sont immédiatement l'une derrière l'autre, il faut remarquer que chez les Théraphoses elles sont écartées.

(1) Pour Hæckel (*Gener. Morph.* II, p. XCVII), les Araignées dérivent des Solifuges, et les plus primitives sont les Attides : les Tétrapneumones représentent, au contraire, des formes supérieures aux Dipneumones.

Tout près des Dysdérides viennent se placer les *Caponiidæ* qui s'en rapprochent par plusieurs caractères et qui par suite doivent être également assez primitifs. Or, chez eux, les poumons de la première paire sont également remplacés par des trachées, ressemblant fort du reste à celles qui représentent chez les Dysdérides ceux de la deuxième paire. Ce fait que dans ces deux familles, plutôt inférieures, on voit déjà les trachées suppléer indifféremment les poumons, indique que, de ces deux formes d'organes, il n'y a pas à en regarder l'une comme plus primitive que l'autre.

La même conclusion résulte de ce que, parmi les *Araneæ veræ*, nous trouvons une autre famille, les *Hypochilidæ*, qui, quoique s'écartant beaucoup des Théraphoses sous tous les autres rapports pour se rapprocher au contraire des *Araneæ veræ*, notamment des Uloborides, ont cependant une deuxième paire de poumons remplaçant les trachées.

D'autre part, il existe un balancement entre le développement des trachées et celui des poumons.

En effet, le nombre des feuillets pulmonaires est en rapport inverse de la grandeur de l'appareil trachéen. Dans les formes où celui-ci est très développé, on trouve 4 à 5 de ces feuillets chez les *Dictyna* (Bertkau), 10 à 12 chez les *Segestria* (id.), 20 à 30 chez les *Thomisus*, *Xysticus* (id.), et *Argyroneta* (Grube). En particulier, dans la famille des *Dictynidæ*, chez le genre *Argenna*, d'après Bertkau [83], à côté d'un système trachéen bien différencié, les poumons ne sont que peu développés, étant formés d'un sac portant 10 à 12 petits feuillets ; pour cet auteur, il n'existe pas un deuxième genre qui montre plus clairement que les soi-disant poumons ne sont autres que des modifications spéciales des trachées ; dans une espèce même, l'*Argenna* (*Dictyna*) *albopunctata*, d'après Menge, ces feuillets de second ordre manqueraient totalement et les trachées seraient les seuls organes respiratoires fonctionnels. Au contraire, avec un appareil trachéen très réduit, le nombre des feuillets pulmonaires s'élève à 60 ou 70 chez les *Epeira* et *Agelena* (Bertkau). Chez

les Arachnides uniquement pulmonés, il atteint 80 chez les Scorpions (*Androctonus*) et les Phrynes (Leuckart).

On pourrait croire à une relation entre le plus ou moins grand développement des trachées et le degré de supériorité ou d'infériorité de l'Araignée. Par exemple, la Ségestrie (Dysdéride) est considérée comme plus primitive que l'Epeire ; or, chez la première le poumon est peu développé et la trachée l'est beaucoup, tandis que c'est l'inverse chez la deuxième. On pourrait en conclure que la trachée est un organe primitif en voie de disparition et que le poumon se développe secondairement pour la remplacer : ce serait la conclusion inverse de celle des partisans de la théorie de Ray Lankester.

Mais il faut prendre garde qu'en général il n'y a pas de relation entre le développement respectif de ces organes et le rang qu'occupe dans la série des Aranéides l'Araignée où on les observe. En effet, nous avons vu que l'appareil trachéen évolue non pas dans l'ensemble de l'ordre des Aranéides, mais isolément dans chaque famille, et de fait nous trouvons des trachées bien ou mal différenciées tant chez les formes pourvues ou non de cribellum (*Cribellatæ* ou *Ecribellatæ*) que, d'autre part, chez celles dont les organes sexuels externes sont ou non compliqués (*Entelegynæ* ou *Haplogynæ*). De plus, dans une même famille, rien n'autorise à regarder les genres à trachées plus ou moins ramifiées (*Dictyna* ou *Amaurobius*, *Argyroneta* ou *Agelena*, *Anyphœna* ou *Clubiona*, etc.), comme plus ou moins primitifs.

C'est donc un simple balancement organique sans rapport avec la phylogénie. Trachées et poumons se sont produits simultanément et se suppléent les uns les autres. Cela résulte de ces deux ordres de faits : 1° la première ou la deuxième paire d'organes respiratoires se présentent indifféremment sous l'une ou l'autre forme (Dysdérides, Caponiides, Hypochilides) ; 2° à plusieurs reprises, dans la série des Aranéides, il y a, dans des genres voisins, un rapport inverse dans le développement des trachées et des poumons

qui se présentent concurremment : quand ceux-ci sont très développés, celles-là sont rudimentaires, et réciproquement.

D'après Bertkau [78], tandis que chez les genres où la fente trachéenne est placée immédiatement devant les filières, les trachées sont tantôt simples, tantôt hautement différenciées, tous les genres chez qui cette fente est éloignée des filières, sont pourvus de trachées fortement développées. Mais, chez les *Filistata* et *Holocnemus*, elle est située au milieu du corps et pourtant l'appareil trachéen est très rudimentaire. Tout ceci indique que la grandeur de cet appareil est indépendante de la position du stigmate. Le déplacement de ce dernier vers les filières, qui se produit secondairement dans plusieurs familles, a donc pour simple conséquence un changement seulement dans l'allongement, mais non pas dans le volume de l'appareil.

Remarquons que les deux écoles qui ont cherché à résoudre cette question : « Quelle est la forme la plus primitive, trachée ou poumon ? » partent d'emblée de deux postulats différents qu'elles admettent chacune *a priori*. Pour les uns, les Arachnides, dérivant d'un ancêtre aquatique voisin de la Limule, ont eu des branchies qui se sont modifiées pour donner les poumons et ceux-ci ont à leur tour fourni les trachées. Pour les autres, tous les Trachéates, y compris les Arachnides, descendent d'une forme analogue au Péripate et par suite ont d'anciennes glandes cutanées transformées en trachées, qui ont produit les poumons.

Inversement, admet-on que les trachées sont plus primitives que les poumons, ou se range-t-on à l'hypothèse contraire ? on en conclut que les Arachnides ont, ou n'ont pas, d'étroites affinités avec les autres Trachéates. Les auteurs, les uns comme les autres, semblent en effet regarder comme inséparables les deux questions de l'origine des Arachnides et de l'évolution de leurs organes respiratoires.

Pour nous, d'une part, la formation de l'organe trachéen

est la conséquence de la fonction respiratoire se faisant dans les mêmes conditions chez tous les Arthropodes aériens et elle est indépendante de leurs relations de parenté et de filiation. D'autre part, chez les Araignées, la seule différence entre les poumons et les trachées réside dans leurs modes particuliers de ramification, absolument comme chez les Pseudoscorpions (*Gibbocellum*), c'est ce qui distingue les trachées des stigmates postérieurs de celles des stigmates antérieurs.

En résumé, les trachées et les poumons sont, pour nous, deux paires d'organes identiques qui appartiennent aux deuxième et troisième segments abdominaux (1) et qui résultent d'invaginations ectodermiques évoluant suivant deux modes différents, tantôt en lamelles (*poumons* ou *phyllotrachées* (2), *Fächertracheen*), tantôt en tubes (*trachées* ou *dendrotrachées* (3), *Röhrentracheen* ou *Baumtracheen*); dans ce second cas une partie de l'organe peut souvent, étant en relation avec l'endosternite moyen de l'abdomen, rester à l'état de tendon (entapophyse) plus ou moins long. Quand les deux formes d'appareils respiratoires, poumons et trachées, coexistent, leur développement se fait concurremment, mais avec balancement entre elles.

Les trachées et la biologie. — Quant à la cause pour laquelle les invaginations primitives se développent tantôt en lamelles pulmonaires, tantôt en tubes trachéens, ce qui,

(1) Pour la plupart des auteurs, Laurie, Kishinouye, Simmons, etc., les deux paires d'organes respiratoires des Araignées se développent, en effet, en connexion avec les appendices des 2e et 3e segments abdominaux (comme c'est également le cas pour les Pédipalpes), et la 2e paire de ces organes est l'homologue de la première des quatre paires de poumons des Scorpions. Cependant cette dernière homologie n'est pas acceptée par Purcell : d'après lui, les poumons des Scorpions appartiennent aux 4e, 5e, 6e et 7e segments abdominaux. Au contraire, pour Pocock [**93**], les organes respiratoires des Araignées et des Pédipalpes sont situés dans les 3e et 4e segments et correspondent aux deux premières paires de poumons des Scorpions.

(2) Edm. Perrier, *Traité de Zoologie*.

(3) *Ibid.*

en raison du rapport inverse existant entre ces deux sortes de formations, revient à se demander pourquoi l'appareil trachéen est dans un cas rudimentaire, dans l'autre très abondamment ramifié, nous avons vu que ce fait n'est pas en relation avec la phylogénie.

Pour Pocock [**93**], qui admet que chez les Arachnides le remplacement des sacs pulmonaires par des trachées s'est produit d'une façon indépendante une première fois chez les Aranéides Dipneumones, une deuxième chez les Pseudoscorpionides, et peut-être même une troisième chez les Opilionides, et qui trouve dans la répétition de ce même fait une grande preuve de l'efficacité des trachées comme organes respiratoires, un Arachnide à tubes trachéens est plus léger et plus agile qu'un autre à sacs pulmonaires : et cela pour deux raisons, augmentation de la quantité d'air et diminution de celle du sang, l'oxygène étant alors charrié en nature dans toutes les parties du corps.

Mais, chez les Araignées, d'une part, parmi celles qui mènent une vie sédentaire, la Ségestrie et la Filistate ont l'une des trachées très différenciées, l'autre très réduites. D'autre part, parmi les Araignées vagabondes qui vont à la recherche de leur nourriture, nous trouvons aussi bien des genres à appareil trachéen développé (Attides) que d'autres où il est rudimentaire comme les Lycoses (Citigrades).

Ceci nous prouve en même temps que la grandeur de cet appareil n'est pas en rapport avec l'intensité des mouvements. Il n'y a pas non plus connexité entre lui et ce qu'on pourrait appeler la pneumaticité chez les Araignées : il est en effet très réduit dans les Epeires et les Pardoses dont les jeunes usent du mode de transport aérien connu sous le nom de vol des Araignées.

Ses variations ne sont pas non plus en relation avec le degré de l'humidité où vit l'animal. Car, parmi les espèces qui ne peuvent se passer d'humidité, s'il est bien représenté chez les Dysdères et l'Argyronète qui a une existence entièrement aquatique, c'est le contraire chez les Drasses,

les Lycoses et le Dolomède qui a l'habitude de plonger dans l'eau.

Enfin, le développement de cet appareil n'est pas non plus en rapport avec la durée de la vie : car il est ramifié pour la Ségestrie et simple pour la Tégénaire, qui, toutes deux protégées dans des abris, vivent plusieurs années, alors qu'il présente de même ces deux formes opposées chez les Thomises et chez les Micrommates qui ne passent qu'une saison.

Les raisons biologiques explicatives des variations de l'appareil trachéen chez les Araignées nous échappent donc jusqu'ici.

CONCLUSIONS

1° Chez l'Epeire, prise comme type, les trachées sont constituées par quatre tubes se présentant comme des invaginations du tégument et se terminant par des extrémités tendineuses qui s'attachent sur les tendons moyens de l'abdomen pour les tubes internes, sur les insertions dorsales tégumentaires des faisceaux du sac conjonctif abdominal pour les tubes externes.

2° Chez toutes les Araignées, les orifices trachéens sont formés par la même paire de stigmates (appartenant au troisième segment abdominal) fusionnés ou non en un seul, qui peut se déplacer jusqu'à l'extrémité postérieure du corps, et également les trachées sont un même appareil, quelles que soient ses modifications.

3° L'existence fréquente, avec des formes de passage, de trachées à des degrés variables de développement dans les genres d'une même famille, montre que l'évolution de l'appareil trachéen s'est faite concurremment dans plusieurs familles, et non pas d'une manière continue dans l'ensemble de l'ordre des Aranéides.

4° Il n'y a donc pas de rapport entre le plus ou moins de complication de cet appareil chez une Araignée et le rang

qu'elle occupe dans la série des Aranéides et on ne peut donc pas par suite se servir de la forme des trachées pour établir une classification.

5° Les trachées des Araignées ont la même structure que celles des Insectes : ce sont, en effet, dans les deux cas des invaginations ectodermiques.

6° Les trachées des Araignées sont homologues de leurs poumons, ces formes d'organes étant toutes les deux le résultat d'une invagination ectodermique, plissant sa paroi antérieure pour constituer des lamelles dans le cas du poumon, se ramifiant pour donner des tubes dans le cas de la trachée, et à laquelle, dans ce deuxième cas, vient souvent se joindre une autre invagination, qui parfois reste à l'état d'entapophyse (tendon ectodermique) dans les appareils trachéens rudimentaires.

7° La trachée et le poumon ne sont pas plus primitifs l'un que l'autre : ils se produisent concurremment et il y a entre eux un simple balancement organique.

8° Les causes biologiques de la différence de forme entre la trachée et le poumon restent jusqu'ici inconnues.

Paris, le 15 décembre 1901.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Pour la bibliographie relative à la morphologie, au développement et à l'homologie des poumons des Arachnides, nous renvoyons aux mémoires de Berteaux, Jaworowski et Simmons.

82. VAN BENEDEN (ED.), *Sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides.* Bull. scient. du départ. du Nord, 5[e] année.

93. BERNARD (H. M.), *An endeavour to show that the tracheæ of the Arthropoda arose from setiparous glands.* Zool. Jahrb., Bd V.

93. BERNARD (H. M.), *Additional Notes on the origine of the tracheæ from setiparous glands.* Ann. and Mag. of Nat. Hist., 6[e] série, vol. XI.

94. BERNARD (H. M.), *Vestigial stigmata in the Arachnida.* Ann. and Mag. of Nat. Hist., 6[e] série, vol. XIV.

89. BERTEAUX (L.), *Le poumon des Arachnides.* La Cellule, t. V, 2[e] fasc.

72. BERTKAU (PH.), *Ueber die Respirationsorgane der Araneen.* Arch. f. Naturg., 38 Jahrg., Bd I.

76. BERTKAU (PH.), *Ueber das Tracheensystem einigen Arachniden.* Verhandl. d. naturhist. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westphal., 33 Jahrg.

78. BERTKAU (PH.), *Versuch einer natürlichen Anordnung der Spinnen.* Arch. f. Naturg., 44 Jahrg., Bd I.

83. BERTKAU (PH.), *Ueber die Gattung Argenna.* Arch. f. Naturg, 49 Jahrg., Bd I.

49. BLANCHARD (EM.), *De l'appareil circulatoire et des organes de la respiration dans les Arachnides.* Ann. Sc. nat., 3[e] série, vol. XII.

86. BRUCE (A. T.), *Observations on the Embryology of Spiders.* Amer. Nat., vol. XX.

73. CAMBRIDGE (O. P.), *On some new Genera and Species of Araneidea.* Proceed. of the Zool. Soc. of London, 1873.

95. CARPENTER (G. H.), *The development of Spiders Lungs.* Nat. Sc. London, vol. VI.

96. CAUSARD (M.), *Recherches sur l'appareil circulatoire des Aranéides.* Bull. Scient. France et Belgique, t. XXIX.

88. CRÖNEBERG (A.), *Beitrag zur Kenntniss des Baues der Pseudoscorpione.* Bull. Soc. imp. des Natural. Moscou, nouv. sér., t. II.

83. DAHL (FRIEDR.), *Analytische Bearbeitung der Spinnen Norddeutschlands.* Schriften d. Naturw. Ver. f. Schlesswig-Holstein, Bd V, 1 Heft. Kiel.

35. DUGÈS (A.), *Ueber die Respiration der Spinnen.* Fror. Not., Bd XLIII.

36. DUGÈS (A.), *Observations sur les Aranéides.* Ann. Sc. nat., 2[e] série, t. VI.

92. Gaubert (P.), *Recherches sur les organes des sens, etc., des Arachnides.* Ann. Sc. nat., 7e série, t. XIII.
42. Grube (Ed.), *Einige Resultate aus Untersuchungen über die Anatomie der Araneiden.* Muller's Archiv f. Anat., 1842.

85. Haase (E.), *Das respirationssysten der Symphylen und Chilopoden.* Zoolog. Beitr., Bd I.
93. Hansen (H. J.), *Organs and characters in different Orders of Arachnids.* Entomologiske Meddelelser Kjobenhaven, Bd IV.

94. Jaworowski (A.), *Die Entwiklung der sogenannten Lungen bei den Arachniden und speciell bei Trochosa singoriensis.* Zeitsch. f. Wiss. Zool., Bd LVIII.

92. Von Kennel (J.), *Die verwandschaftsverhaltnisse der Arthropoden.* Schriften hrsgeg. von d. Natur. Ges. bei der Univ. Dorpat., VI.
87. Kingsley (J. S.), *The development of Spiders.* Amer. Nat., vol. XXI.
93. Kingsley (J. S.), *The embryology of Limulus part II.* Journ. of Morphology, vol. VIII.
91. Kishinouye (K.), *On the development of Araneina.* Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. Japan, vol. IV.
92. Korschelt (E.) und Heider (K.), *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere.* Heft. 2.

00. Lamy (Ed.), *Note sur l'appareil respiratoire trachéen des Aranéides.* Bull. Soc. Entom. France, 1900, n° 13.
01. Lamy (Ed.), *Sur les différentes formes de l'appareil trachéen dans une même famille d'Aranéides.* Bull. Soc. Entom. France, 1901, n° 2.
01. Lamy (Ed.), *Sur la terminaison des trachées chez les Aranéides.* Bull. Soc. Entom. France, 1901, n° 9.
90. Laurie (M.), *The Embryology of a Scorpion (Euscorpius italicus).* Quart. Journ. Micr. Sc., 2e série, vol. XXXI.
92. Laurie (M.), *On the development of the Lung Books in Scorpio fuldipes.* Zool Anzeiger, 15 Jahrg.
94. Laurie (M.), *On the Morphology of the Pedipalpi.* Journ. of the Linn. Soc. London, vol. XXV.
49. Leuckart (R.), *Ueber den Bau und die Bedeutung der sog. Lungen bei den Arachniden.* Zeitschrift f. wissensch. Zool., Bd I.
55. Leydig (Frz.), *Zum feineren Bau der Arthropoden.* Müller's Archiv. f. Anat., 1855.
85-86. Locy (Wm. A)., *Observations on the Development of Agelena nævia.* Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard. Coll. in Cambridge. Vol. XII.

80. Mac Leod (J.), *La structure des trachées et la circulation péritrachéenne.* Bruxelles, Manceaux (Analysé dans Arch. Zool. expérim., t. VIII).
84. Mac Leod (J.), *Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides.* Arch. de Biol., t. V, fasc. 1.
88. Marx (Geo.), *On the Importance of the structural characters of Hypochilus in the Classification of Spiders.* Proceed. of the Entom. Soc. of Washington, vol. I (1884-89).
43. Menge (A.), *Ueber die Lebensweise der Arachniden.* Neueste Schriften der Naturf. Ges. in Danzig, Bd IV, Heft 1.

66-78. MENGE (A.), *Preussische Spinnen.* Schriften d. Naturf. Ges. Danzig, 1866-78.
87. MORIN (J.), *Zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen.* Biolog. Centralbl., Bd VI.

86. PLATEAU (F.), *De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides.* Arch. de Biol., t. VII.
93. POCOCK (R. J.), *On some points in the Morphology of the Arachnida.* Ann. and Mag. of Nat. Hist., 6e série, vol. XI.
95. PURCELL (FRED.), *Note on the development of the Lungs, Entapophyses, Tracheæ and Genital ducts in Spiders.* Zool. Anzeiger, 18 Jahrg.

84. SCHIMKEWITSCH (W.), *Étude sur l'anatomie de l'Epeire.* Ann. Sc. nat. Zool., t. XVII.
87. SCHIMKEWITSCH (W.), *Étude sur le développement des Araignées.* Arch. de Biol., t. VI.
92. SCHNEIDER (A.), *Mélanges arachnologiques.* Tablettes zoologiques. Poitiers, t. II.
48. VON SIEBOLD (C. TH.), *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere.*
94. SIMMONS (O. S.), *Development of the Lungs of Spiders.* Ann. and Mag. of Nat. Hist., 6e série, vol. XIV.
92. SIMON (EUG.), *Histoire naturelle des Araignées,* 2e édit. (en cours de publication).
92. SINCLAIR (F. G). (olim HEATHCOTE), *A new mode of respiration in the Myriapoda.* Ann. and Mag. of Nat. Hist. 6e série, vol. IX.
76. STECKER (A.), *Anatomisches und Histologisches über Gibbocellum.* Arch. f. Naturg., 42 Jahrg.

94. VOGT (C). et YUNG (E.), *Traité d'anatomie comparée pratique,* t. II.

95. WAGNER (JUL.), *Beitrage zur Phylogenie der Arachniden.* Jena, Zeitsch. f. Naturw. Bd XXIX.
86. WEISSENBORN (B.), *Beitrage zur Phylogenie der Arachniden.* Jena Zeitsch. f. Naturw. Bd XX.

INDEX DES GENRES ÉTUDIÉS

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES DU TEXTE ET DES PLANCHES.

Ap, apophyse tendineuse.
At, appareil trachéen.
Br, fines branches trachéennes.
Cc, couche chitinogène de la trachée.
Co, colulus (cribellum rudimentaire).
Cu, cuticule.
Eg, épigyne (organes génitaux externes de la femelle).
Ep, épines chitineuses.
Fb, fibres tendineuses.
Fc, faisceaux du sac conjonctif abdominal.
Fi, filières.
Fl, faisceau conjonctif longitudinal.
Fo, fossette correspondant à une apophyse interne.
Fs, fil spiral.
Ft, fente trachéenne.
Gd, glande digestive ou foie.
Gs, glandes séricigènes.
Hy, hypoderme ou couche chitinogène du tégument.
Ic, insertions tégumentaires des faisceaux du sac conjonctif abdominal.
Im, insertions tégumentaires des muscles dorsaux.
Lc, lamelle chitineuse ou intima.
Ls, lèvre supérieure du stigmate trachéen.
Md, muscles dorsaux.
Mf, muscles des filières.
Ml, muscles longitudinaux.
Mp, muscle s'insérant sur les piliers latéraux du vestibule trachéen.
Mv, muscles ventraux.
Pd, pédicule unissant le céphalothorax à l'abdomen.
Pe, pli épigastrique.
Pf, couche pigmentaire du foie.
Pg, plaque génitale.
Pi, piliers chitineux du vestibule trachéen.
Pm, poumon.
Pn, pigment de l'hypoderme.
Pt, pli du tégument.
Sa, corpuscules sanguins.
Sp, stigmate pulmonaire.
St, stigmate trachéen.
Ta, tronc trachéen abdominal.
Tc, tronc trachéen céphalothoracique.
Td, tendon moyen de l'abdomen.
Te, prolongement tendineux.
Tl, trachée latérale ou externe.
Tm, trachée médiane ou interne.
Ve, vestibule trachéen.

Toutes les figures des planches se rapportent à deux espèces du genre *Araneus* : *A*. (*Epeira*) *diadematus* Cl. et *A*. (*Zilla*) *x-notatus* Cl.

PLANCHE V

Fig. 1. — Trachées médianes *Tm* de *Zilla* : l'action de la potasse a laissé subsister des prolongements chitineux *Fb* dépourvus d'épines. — Gross. 65.

Fig. 2. — Tendon moyen *Td* de l'abdomen d'*Epeira* : il en part un muscle

dorsal *Md* et des faisceaux musculaires ventraux *Mv* et longitudinaux *Ml*, au milieu desquels vient se perdre la trachée médiane *Tm*. — Gross. 33.

Fig. 3. — Trachée médiane *Tm* d'*Epeira* : son extrémité se confond avec le tendon moyen de l'abdomen *Td*. — Gross. 65.

PLANCHE VI

Fig. 1. — Stigmate trachéen *St* d'*Epeira* : il est situé au-dessus du colulus *Co* et d'une fossette *Fo* correspondant à une apophyse interne. — Gross. 100.

Fig. 2. — Vestibule trachéen *Ve* d'*Epeira*, vu par sa face dorsale ; *Pi*, ses piliers chitineux latéraux. — Gross. 100.

Fig. 3. — Extrémité de trachée médiane *Tm* d'*Epeira* (traitée par la potasse) avec son prolongement chitineux *Fb*, dépourvu d'épines. — Gross. 100.

Fig. 4. — Terminaison de trachée médiane *Tm* d'*Epeira* : le prolongement chitineux dépourvu d'épines est formé de fibres tendineuses *Fb* venant s'attacher sur le tendon moyen *Td* de l'abdomen. — Gross. 100.

Fig. 5. — Extrémité de trachée médiane *Tm* d'*Epeira* : les saillies terminales dans lesquelles cesse la cavité de la trachée, sont le plus souvent au nombre de deux, comme le montre cette figure. — Gross. 100.

Fig. 6. — Terminaison de trachée médiane *Tm* de *Zilla*. — Gross. 100.

Fig. 7. — Coupe transversale de trachée médiane d'*Epeira* ; *Cc*, couche chitinogène avec noyaux, et qui sécrète une lamelle chitineuse ou intima *Lc*, présentant des épines *Ep*. — Gross. 215.

Fig. 8. — Coupe longitudinale d'une saillie terminale de trachée médiane d'*Epeira* ; *Fb*, fibres tendineuses. — Gross. 300.

PLANCHE VII

Fig. 1. — Extrémité de trachée latérale *Tl* d'*Epeira*, traitée par la potasse, qui a laissé subsister un prolongement chitineux *Te*, dépourvu d'épines. — Gross. 300.

Fig. 2. — Cuticule (face interne) de la moitié gauche de l'abdomen d'*Epeira* (après l'action de la potasse), montrant les impressions qui correspondent aux insertions tégumentaires des muscles dorsaux, *Im*, et des faisceaux du sac conjonctif abdominal, *Ic* ; la trachée latérale *Tl* a été laissée en place. — Gross. 40.

Fig. 3. — Région A de la figure précédente grossie (avant l'action de la potasse) : la trachée latérale *Tl* se termine par un prolongement tendineux *Te*, qui vient se perdre au milieu des faisceaux dorsaux du sac conjonctif abdominal. — Gross. 200.

Fig. 4. — Téguments (face interne) de la moitié gauche de l'abdomen de *Zilla* : cette figure montre le trajet de la trachée latérale *Tl*, comprise entre la couche pigmentaire du foie *Pf* et les faisceaux du sac conjonctif abdominal *Fc*. — Gross. 60.

Fig. 5. — Région Z de la figure précédente grossie : *Ic*, insertion dorsale tégumentaire des faisceaux du sac conjonctif abdominal *Fc*, sur laquelle vient s'attacher le prolongement tendineux de la trachée latérale *Tl* (dans cette figure, l'extrémité de la trachée est cassée). — Gross. 300.

PLANCHE VIII

Les figures de cette planche représentent des coupes de vestibule trachéen et de trachée latérale chez l'*Epeira* : les différents plans, suivant lesquels ont été faites ces coupes, ont leurs traces indiquées approximativement dans la figure 4 de la planche III par les lignes *ab*, *cd*, *ef*, *gh*, *ij*, *mn*, *xy*.

Fig. 1. — Coupe du vestibule trachéen (suivant *ab*), passant par l'origine de la trachée médiane *Tm*; *Cc*, couche chitinogène; *Lc*, lamelle chitineuse (intima) avec ses épines *Ep* ; *Sa*, corpuscules sanguins ; *Hy*, hypoderme avec son pigment *Pn*; *Cu*, cuticule ; *St*, stigmate trachéen; *Ls*, sa lèvre supérieure. — Gross. 400.

Fig. 2. — Coupe médiane du vestibule trachéen (suivant *cd*) ; D, côté dorsal; V, côté ventral. — Gross. 400.

Fig. 3. — Coupe (suivant *ef*) de l'expansion latérale vestibulaire qui donne la trachée latérale. — Gross. 400.

Fig. 4. — Coupe de la trachée latérale à son origine (suivant *gh*) : il n'y a encore d'épines qu'à sa partie supérieure ; *Gs*, glandes séricigènes ; *Mp*, muscle s'insérant sur les piliers latéraux du vestibule et accompagnant la trachée à son origine. — Gross. 400.

Fig. 5. — Coupe de la trachée latérale, faite un peu plus loin (suivant *ij*) : il y a désormais des épines sur toute sa surface interne. — Gross. 400.

Fig. 6. — Coupe (dans la région *mn*) rencontrant le faisceau conjonctif longitudinal *Fl* (fig. 4, Pl. VII), qui sépare la trachée latérale des muscles ventraux *Mv* ; *Gd*, foie avec sa couche pigmentaire superficielle *Pf*. — Gross. 300.

Fig. 7. — Coupe (suivant *xy*) faite près de l'extrémité de la trachée latérale, qui est comprise entre la couche pigmentaire *Pf* du foie *Gd*, dans laquelle elle est encastrée, et les faisceaux du sac conjonctif abdominal *Fc*, doublant la peau. — Gross. 225.

Fig. 8. — Coupe de la trachée de la figure précédente, plus grossie. — Gross. 600.

TABLE DES MATIÈRES

SUR LA VALEUR MORPHOLOGIQUE

DE

LA TÊTE DES ANNÉLIDES

Par le Dr C. VIGUIER.

(STATION ZOOLOGIQUE D'ALGER).

La *Trypanosyllis gemmipara* de Herbert Parlin Johnson est une curieuse Annélide recueillie *probablement dans le voisinage* de Port-Townsend, sur la rive sud du détroit qui sépare du continent l'île de Vancouver; et qui se trouve décrite dans un mémoire [**1901**] dont l'auteur a bien voulu m'envoyer un exemplaire.

H. Johnson n'a reçu qu'en 1898 l'*unique* sujet recueilli en 1896 par la *Columbia University Expedition*, et ne semble pas l'avoir examiné immédiatement. Autrement, il aurait publié plus tôt sans doute ses observations sur cette forme qui est, dit-il, la plus remarquable de la collection faite par Nathan R. Harrington : « First and foremost should be mentioned *Trypanosyllis gemmipara*, a Syllidian with alternation of generations in wich the sexual zooids, instead of forming a linear series, arise by collateral budding near the posterior extremity. » (*Loc. cit.,* p. 386.)

La fin de cette phrase prouve que l'auteur ne connaissait ni les observations de Marion et Bobretzky [**1875**], ni celles que nous avons publiées à peu près en même temps, moi [**1886**] et de Saint-Joseph [**1887**], à l'insu l'un de l'autre; et, du reste, ces trois mémoires ne sont pas portés sur sa liste bibliographique.

Dans ces derniers cas, il était toujours question de la

même espèce dénommée soit *Trypanosyllis Krohnii*, soit *Tr. zebra*. Comme il ne s'agit nullement ici d'un travail de faune, et que je ne veux pas m'occuper de nouveau de synonymies, je conserverai dans tout le cours du présent travail les noms employés dans mon mémoire [**1886**] sans en discuter la valeur. Du reste, les photographies que je publie actuellement ne sont autres que celles dont je parle à la page 364 de ce mémoire.

L'animal de Johnson — que n'accompagnait aucune note, et qui, par conséquent, n'a pas été observé vivant — n'a donc été étudié qu'après une longue observation.

Il faut toujours se défier des exemplaires *uniques* qui peuvent ne représenter que des cas anormaux et non des types d'espèce. Il faut se défier, plus encore, des Annélides conservées, sans qu'on dise dans quel liquide (Claparède a maintes fois, et à juste raison, manifesté sa défiance pour les *variétés alcooliques*, qui pèsent lourdement sur la science), et ne pas se hâter de les introduire dans la liste des types, comme on l'a fait pour la *Syllis ramosa* de Mac-Intosh [**1885**], malgré les observations que j'ai présentées à ce sujet dès 1886 (*loc. cit.*), et qui gardent toute leur valeur, car jamais on n'a revu l'Annélide de Mac-Intosh.

Je me hâte de dire que celle de H. Johnson est beaucoup moins extraordinaire, que la *Syllis ramosa*, qui n'a dû sans doute d'être acceptée qu'à l'importance de l'ouvrage dans lequel a paru sa description.

Cette *Trypanosyllis* était du reste de dimensions bien plus grandes; puisque, à l'état de conservation, elle avait encore 1 millimètre d'épaisseur sur 3 millimètres de large, tandis que la *S. ramosa* n'avait que la grosseur d'un fil à coudre fin.

Cependant, malgré ces fortes dimensions, il me semble à peu près certain que Johnson a dû méconnaître le tube digestif des stolons. Il nous dit en effet (p. 406) que cet animal, d'une longueur de 68 millimètres (nombre de segments non indiqué) « posseses the remarkable sexual

zooids, over fifty in number, presenting all stages of development. They arise as collateral buds from a proliferating somite near the posterior extremity. At full maturity they evidently separate from the asexual stock and become free-swimming sexual zooids, provided with parapodia and antennæ, eyes, and central nervous system, but destitute of an alimentary canal. »

Les figures que je reproduis d'après sa planche 7 (Voy. Pl. IX, fig. 1 et 2) ne permettent de reconnaître ni le tube digestif de l'agame, ni le mode de bourgeonnement des stolons, qui sembleraient au contraire avoir un intestin bien apparent si l'on ne se reportait au texte formel de l'auteur.

Pour les antennes des stolons, il a probablement commis la même erreur que Marion et Bobretzky.

Ces auteurs ont nettement décrit (p. 36) que, chez la *Trypanosyllis Khronii*, le segment frontal (la tête) du stolon est fixé au dernier anneau apparent de l'agame et semble *en continuité parfaite.*

Malaquin [**1893**] (p. 341) dit : « Lorsque le stolon se détache, la souche a déjà régénéré un certain nombre de segments. Mais ces derniers, au lieu de s'intercaler entre la tête du stolon et le dernier segment de la souche, prolifèrent sous celui-ci, *de sorte que le stolon, qui paraît en continuité parfaite avec la souche, en est cependant séparé par une quarantaine de petits segments.* »

Le passage que je mets en italique est tout à fait incompréhensible. Il y a là une contradiction, difficile à expliquer si l'on se reporte au texte de Marion et Bobretzky (car Malaquin n'a pas revu cette espèce). Ceux-ci expliquent formellement que le dernier anneau de l'agame « possède à sa face ventrale une petite région supplémentaire dont le diamètre est encore bien inférieur à celui du segment auquel elle est fixée, mais figurée exactement comme une région postérieure d'Annélide en voie de régénération. Les deux longs cirres terminaux sont bien développés ; les

segments sont délimités, et leur nombre dépasse quarante. »

Sauf le nombre des segments, on peut voir (fig. 5) que cette description est parfaitement exacte. Contrairement à ce que dit Malaquin, il n'y a *absolument rien* d'intercalé entre la souche et le stolon.

Comme l'a fort bien constaté de Saint-Joseph [**1887**], dont Malaquin se borne à reproduire les deux dessins que je publie moi-même (fig. 7 et 8), les antennes latérales et les petits palpes qu'ont cru voir Marion et Bobretzky n'existent pas ; mais ainsi qu'il le dit (*loc. cit.*, p. 59) « la tête ne fait qu'un avec le premier segment sétigère ».

C'est exactement ce que j'ai signalé un peu avant de Saint-Joseph *chez les deux sexes* de cette espèce (à laquelle j'ai conservé son nom primitif de *Tr. zebra*) quoique je n'aie photographié que l'extrémité antérieure d'un stolon mâle, dont malheureusement je n'ai pas compté le nombre de segments.

Si l'on tient compte de ce que le sujet photographié était intact, tandis que celui dessiné par de Saint-Joseph avait évacué la plus grande partie de ses spermatozoïdes, la photographie que je donne (fig. 6) répond absolument au dessin publié par cet auteur (Pl. IX, fig. 36) et que je donne à nouveau (fig. 7) ; seulement mon sujet était sensiblement plus gros.

Je n'ai point photographié la femelle dont je parle (*loc. cit.*, p. 364) et qui comptait trente-six anneaux, y compris la tête et le pygidium, tandis que la partie qui s'était reformée à la partie postérieure de l'agame avait vingt-six anneaux. Il m'est donc impossible d'affirmer qu'elle soit aussi différente du mâle que l'a représentée de Saint-Joseph (Pl. IX, fig. 55 ; et ma figure 8). Je crois même que si l'apparence eut été aussi dissemblable, je n'aurais pas manqué d'en prendre un cliché ; et je suppose que, comme tous les dessins de cet auteur, elle a été fort schématisée.

Mais la question n'est pas là. Ce qui est important c'est que d'après les observations absolument indépendantes de

de Saint-Joseph et de moi, la tête du stolon *ne fait qu'un avec le premier segment sétigère*, ce qui s'explique parfaitement car, ainsi que je l'écrivais (p. 364), la tête du stolon n'est que le résultat de la transformation d'un anneau de la souche.

Comment se reproduit l'extrémité de l'agame? Marion et Bobretzky ont fait à ce sujet des observations que ni de Saint-Joseph ni moi n'avons pu répéter. « Cette sorte de queue prend naissance sous forme de deux mamelons à la face ventrale du dernier anneau de la région agame. Ces deux mamelons s'allongent, se rapprochent et se soudent par leurs bords supérieurs et inférieurs, de manière à laisser entre eux une cavité cylindrique qui deviendra la dernière partie de l'intestin, tandis que les cirrhes et les pieds s'organisent. » Pruvot [**1890**] a critiqué ce passage, avec assez de raison semble-t-il. Mais ses observations à lui-même doivent être acceptées avec quelque réserve. Sans doute si les *mamelons* en question étaient organisés comme ceux de l'*Autolytus Smittiæ* (Malaquin [**1893**], pl. XI, fig. 15 et 16) ou de la *Podarke obscura* (Andrews [**1894**], fig. 11 à 16) et munis d'un tube digestif dès le début de leur évolution, il devrait se former par leur réunion un collier intestinal périnervien, comme le dit Pruvot (p. 525), la chaîne nerveuse de l'agame se continuant dans le stolon, qui d'abord en faisait partie. Mais la réunion des *mamelons* doit se faire alors qu'ils sont encore très peu organisés, autrement, comme l'*Autolytus* et la *Podarke* cités plus haut, ils développeraient isolément leurs parapodes; tandis que les parapodes ne se développent évidemment qu'après la réunion des deux ébauches, puisqu'ils donnent ce qu'on voit sur la figure 5. Il est dès lors parfaitement possible que le tube digestif n'envoie un prolongement *unique* dans l'extrémité en voie de régénération qu'après la réunion des deux ébauches; et cette branche intestinale unique pourrait passer entre les connectifs de la chaîne primitive, quoique cette chaîne soit incomplètement séparée de l'ectoderme.

J'inclinerais pour cette opinion, car le collier devrait être d'autant plus apparent, que la compression a fait détacher le stolon un peu avant le moment où il se serait mis de lui-même en liberté, et comme j'ai non seulement photographié mais examiné alors avec grand soin, et à l'aide de forts grossissements, la partie régénérée, j'aurais dû constater l'existence de ce collier dont il n'y a pas de traces sur ma photographie.

Quoiqu'il en soit on voit sur cette figure 5, en *o*, l'orifice entouré de plis rayonnants, par où le tube digestif de l'agame se continuait dans celui du stolon. Il est facile de voir que la partie régénérée non seulement possède, elle aussi, un tube digestif; mais que la cavité des anneaux est remplie par les ébauches sexuelles, qui commencent à peine à se différencier. En se reportant à la figure 6, qui est exactement à la même échelle, on voit que l'anneau céphalique est de la même dimension que le dernier anneau de la souche et ne porte que les cirrhes, et les rames situées à leur base. Mais les cirrhes se sont dirigés en avant, à cause de l'énorme développement de l'anneau suivant, et jouent le rôle d'antennes. Du reste, tous les cirrhes du stolon sont semblables entre eux, et un peu plus grêles, bien qu'à peu près de la même longueur, que les cirrhes courts qui, chez cette espèce, alternent presque régulièrement avec d'autres plus longs.

Le reste du segment céphalique du bourgeon est envahi par les yeux; mais, ne portant pas de produits génitaux, il paraît fort petit comparé aux anneaux suivants.

Comme le bord postérieur de l'orifice buccal se suit très nettement jusqu'aux rames, et passe même *en avant d'elles*, il est évident que la bouche est située *dans* le segment céphalique; et l'on ne comprendrait du reste pas qu'il en fût autrement, si l'on veut bien se donner la peine d'examiner les figures 5 et 6, qui sont des documents sans réplique.

Les faisceaux de soies sexuelles ne sont pas visibles sur

ma figure 6; car, ainsi que je le dis dans l'explication des planches, ce qui m'a préoccupé en la faisant c'est de mettre en évidence la forme et la position de la bouche; ni les cirrhes, ni les rames ne sont exactement au point, et les soies sexuelles, étant tout à fait dorsales, sont encore plus loin du plan photographié, l'animal étant vu en *dessous*.

Les préparations que j'avais faites ont été perdues dans les déménagements successifs de mon laboratoire. Mais de Saint-Joseph nous dit que sur l'exemplaire qu'il a représenté (Voy. fig. 7) elles commençaient au troisième anneau. Sur un autre mâle, qu'il n'a point dessiné, et dont l'apparence, d'après son texte, se rapprochait beaucoup plus de ma photographie, elles commençaient au deuxième.

Le « réflexe constricteur produit par l'accumulation des produits génitaux » qu'invoque Pruvot [**1890**, p. 208], ne pourrait expliquer que les cas exceptionnels de rupture *immédiatement en avant* du premier segment sexué; et je renvoie à la critique fort juste qu'en fait Malaquin [**1893**. p. 332]. Cet auteur qui a constaté lui-même le cas où des anneaux sexués restent dans la souche (pl. X, fig. 10 et 11) cite comme ayant vu la même chose Claparède [**1863**], pl. XVII, fig. 25, et de Saint-Joseph [**1889**], p. 449); mais il oublie de mentionner la figure 5, pl. IX d'Ehlers [**1864**] où trois anneaux sexués restent en avant de l'anneau qui se transforme en tête, et qui lui-même, ses masses nerveuses étant à ce moment peu développées, est encore rempli d'œufs. Comme, au contraire, la séparation peut se faire en avant, et à une distance variable du premier segment sexué, l'explication de Pruvot est manifestement insuffisante.

La cause à mon avis est toute autre. Ainsi qu'on le voit au contraire fort nettement, sur ma figure 5, la tête du stolon s'isole peu à peu de l'agame, de manière à ne plus tenir à lui que par un mince pédicule où passe le tube digestif. Il en est de même dans la stolonisation en chaîne. Et les mouvements des stolons amènent la rupture dès que le pédicule est assez mince.

Des deux ouvertures ainsi produites, l'une demeure la bouche du stolon, qui est ouverte et non close comme le dit Pruvot [**1890**, p. 525]. Quant à celle qui se trouve sur l'agame, elle devient l'anus de l'extrémité qui se régénère; ou se referme dans le cas particulier de la *Tr. zebra*.

Si les mouvements du stolon sont très vifs, avant que le pédicule en question soit suffisamment aminci, on comprend qu'ils puissent déterminer à la limite de l'anneau céphalique du stolon, plus résistant à cause de l'épaississement ectodermique principalement causé par le développement des yeux et qui peut, ou non, être limité en arrière par un sillon plus ou moins net (voy. Malaquin, pl. XIII, fig. 11 *c*) lui donnant ainsi une fausse apparence de segment à laquelle se se sont trompés quelques auteurs, et du dernier anneau de l'agame, qui a gardé sa consistance primitive, des déchirures où ne tardera pas à paraître du tissu embryonnaire cicatriciel, qui, chez cette *Trypanosyllis*, ne forme que deux bourgeons, rejetés en dessous par la forme même de la tête du stolon et se réunissant en dessous de lui pour former la nouvelle terminaison de l'agame; mais qui pourraient aussi, dans des conditions favorables, se développer isolément et donner ainsi à la souche une extrémité bifurquée ou multifide.

Une annélide partiellement rompue peut, en effet, donner au niveau de la déchirure un bourgeon de tissu qui s'organise en une nouvelle queue d'annélide, comme on le voit représenté sur les figures 15 et 16 (Pl. XI) du travail de Malaquin pour son *Autolytus Smitiiæ*, et sur les figures 11 à 16 du mémoire d'Andrews [**1894**] pour la *Podarke obscura*. Cela peut se produire accidentellement, à n'importe quel point de la longueur du corps, et n'a aucun rapport avec la schizogamie chez les Hésioniens où ce phénomène n'existe pas. C'est un simple fait de cicatrisation anormale qui paraît assez fréquent chez la Podarke en question, et que l'on observe aussi chez des Oligochætes (voy. Andrews, *loc. cit.*).

Si la rupture du ver est complète, il peut y avoir régénération simple, ce qui est le cas le plus fréquent, et a toujours été observé jusqu'ici à la suite de mutilations expérimentales; mais il peut y avoir aussi reproduction en double de l'extrémité postérieure, et même de l'extrémité antérieure comme l'a vu Langerhans [1881] (Pl. IV, fig. 6) sur la *Typosyllis variegata*.

Chez les Syllidiens où la schizogamie est normale, un traumatisme peut amener la formation de bourgeons qui, au lieu de rester en rapport avec la souche, s'isoleront à l'état de stolons sexués; et c'est peut-être par les déchirures que les spicules de l'éponge hexactinellide où elle vivait avaient fait subir à la Syllis de Mac-Intosh que l'on pourrait expliquer son observation, *si elle est exacte*; car je maintiens à cet égard les réserves que j'ai faites [1886, p. 422-423].

On comprendrait ainsi, surtout en se reportant aux figures d'Andrews et de Malaquin, le rapport du stolon avec *deux* anneaux de l'agame, qui n'était pas sans me causer quelque surprise [1886, p. 421] (1).

En réalité, les stolons de la *S. ramosa* seraient le produit d'un bourgeonnement anormal, provenant d'une déchirure *entre* deux anneaux d'une souche qu'il est impossible de déterminer génériquement en l'absence de tête et d'armature pharyngienne, et qui pourrait, avec plus de raison, être rapportée au genre *Trypanosyllis*. Mac-Intosh nous dit en effet [1885, p. 200] : « The body of the annelid appears to have a great tendency to budding — laterally, terminally, and wherever a broken surface occurs. »

Sans doute l'observation de Saint-Joseph [1888] (Pl. VIII) nous apprend qu'il peut se reformer une tête et deux anneaux chez la *Lysidice ninetta*, comme chez la *Syllis*

(1) C'est intentionnellement que je laisse de côté l'exemple cité et représenté par de Saint-Joseph [1895] (pl. XI, fig. 1) d'une *Typosyllis alternosetosa*, où le bourgeon régénéré se continue avec un seul anneau. La figure est trop schématisée, et l'explication donnée (p. 187) me paraît inadmissible.

prolifera (Pruvot [**1891**], p. 521); celle toute récente de Giard [**1901**] nous dit qu'il s'en reforme six, plus la tête, chez les larves de *Polydora*; et déjà en [**1868**] (p. 340) Claparède parlait de la régénération de la tête et de cinquante segments chez une *Eteone*. Florence Buchanan [**1893**] (p. 541) a également observé des régénérations de l'extrémité antérieure chez divers types; et le cas de Langerhans, déjà cité, nous montre que la partie reproduite peut être bifurquée; mais dans tous les autres cas, y compris celui de H. Johnson, ce sont des extrémités postérieures qui se reforment, et l'observation de M. Intosh est d'autant plus suspecte que les stolons de la *Syllis ramosa* seraient en continuité avec l'agame tantôt par la tête, tantôt par le pygidium, ce qui ne s'accorde ni avec les cas de régénération, ni avec ceux de gestation (1).

Laissant de côté ces derniers, on peut considérer comme la règle que non seulement les bourgeons de tissu embryonnaire reproduisent un pygidium et une zone d'accroissement, qui pourra former un nombre plus ou moins grand de segments, mais que les stolons ainsi produits possèdent normalement un tube digestif.

Quoique celui-ci, chez les stolons de Syllidiens, soit dépourvu de l'armature pharyngienne caractéristique de la famille, et doive probablement cesser de fonctionner lorsqu'il est comprimé par les produits génitaux, sa présence a été reconnue, même chez la *S. ramosa*, où cependant, en l'absence de tête de l'agame (si cette absence est vraiment normale comme le croit Mac-Intosh) la nutrition doit être bien précaire.

Ce serait une anomalie fort curieuse si l'absence de tube digestif venait à être *sûrement* constatée par la méthode des

(1) Il est vrai qu'il n'a vu qu'*un seul* stolon dans cette étrange position, tous les autres ayant la position ordinaire, et que, du reste, cela viendrait confirmer mon interprétation des stolons comme produits d'une cicatrisation anormale, suivie d'accroissement; mais qu'il ait rapporté, sans autre commentaire, un fait si curieux, suffirait à éveiller une suspicion que ne justifient que trop son texte et ses dessins.

coupes chez les stolons de la *Tr. gemmipara*, en admettant que le sujet soit assez bien fixé pour permettre cette étude. Je ne connais d'analogue que le cas unique signalé par Andrews (*Loc. cit.*, Pl. XXXIII, fig. 10) chez l'*Allobophora fœtida*. Mais il n'est pas ici question de schizogamie. Le bourgeon cicatriciel ne développera pas de produits génitaux. Il en est tout autrement chez l'Annélide de Johnson ; et l'on peut se demander où les cellules sexuelles puisent les matériaux nécessaires à leur évolution, si elles sont sans relation avec le tube digestif du parent. Chez tous les stolons sexués d'Annélides on constate un prolongement du tube digestif du parent. S'il cesse d'être fonctionnel quand les produits sexuels sont développés, c'est du moins lui qui leur apporta les substances nécessaires à leur évolution, et cette relation intime entre les cellules sexuelles et les ramifications du tube digestif s'observe non seulement chez les Annélides, mais chez des types fort différents, comme les Hydroïdes pour ne citer que ceux-là.

On ne voit pas du reste la cause pour laquelle le tube digestif pourrait manquer chez les stolons de la *Tr. gemmipara*, puisqu'il existe dans les cas de cicatrisation anormale des *Podarke* et des *Allobophora* (sauf une seule exception) où pourtant il n'y a pas à pourvoir à l'évolution des ébauches génitales ; et puisque les parapodes sont plus normaux chez l'annélide de Johnson que dans les cas de cicatrisation.

Une autre raison doit nous faire demeurer sur la réserve : c'est que l'auteur américain semble n'avoir pu reconnaître (et cela se comprend assez quand il s'agit d'un animal conservé) le mode exact de bourgeonnement des stolons qui, dit-il dans les deux phrases citées plus haut, naissent *près de* l'extrémité postérieure.

Je suis loin de prétendre, étant donné les divers modes déjà connus de production des stolons chez les Syllidiens, que les choses se passent chez les *Tr. gemmipara* comme chez la *Tr. zebra* (ou *Krohnii*), puisque celle-ci diffère déjà de la *Tr. cœliaca*. Mais comme les descriptions données

pour la *Tr. zebra* par Marion et Bobretsky, par moi, par de Saint-Joseph et par Pruvot ont passé inaperçues, sans doute parce qu'elles n'étaient accompagnées d'aucune figure, je me décide à publier quatre photographies que j'ai prises en 1885, et qui ne peuvent laisser aucun doute.

La figure 3 montre, à un grossissement de 6 diamètres, l'extrémité antérieure de l'animal (y compris le proventricule), ce qui permettra de contrôler la détermination que je ne m'attarderai pas à discuter ici. Les figures 4 et 5, à un grossissement de 18 diamètres, montrent l'une l'extrémité antérieure, l'autre l'extrémité postérieure du ver; et la figure 6, également à 18 diamètres, la partie antérieure du stolon mâle qui vient de s'en détacher.

Comme ces photographies sont *sans aucune retouche*, et prises à la lumière transmise, on ne s'étonnera pas de ne point y voir les yeux plus nettement; mais on remarquera tout ce qui est important, savoir : les plis radiés dont je parlais plus haut (fig. 5), et la constitution de la tête du stolon (fig. 6) qui résulte bien, comme je le disais en 1886, de la transformation *d'un seul anneau de l'agame.*

Cette transformation, comme je l'écrivais à cette époque, est achevée chez ce type *avant que la régénération commence*; ce qui permet d'interpréter ainsi que je le faisais plus haut la production des bourgeons observés par Marion et Bobretzky.

Il est même à croire que, dans la plupart des cas plus complexes, tout au moins chez les Polychètes (Autolytes, Myrianides, etc.), où le bourgeon cicatriciel s'organise en une série de stolons, la schizogamie simple, déterminant la troncature de l'Annélide, précède la formation des stolons en chaîne, bien connue depuis longtemps. En tout cas on n'a jamais observé jusqu'ici la formation d'une chaîne de stolons sur un agame suivi depuis sa naissance; et, si l'on regarde la planche I du travail de Malaquin, la différence de dimensions entre la chaîne et l'agame montre bien qu'il y eut une rupture de ce dernier. Ce serait donc la mise en liberté tardive du stolon qui déterminerait le mode particulier de

régénération de la *Trypanosyllis zebra*, qui ne se retrouve pas chez la *Tr. cœliaca*, où sans doute les stolons sont libérés plutôt, comme chez les formes ci-dessus.

Quant à ce qui se passe chez la *Trypanosyllis gemmipara*, c'est ce qu'il est difficile de dire d'après un exemplaire unique, où le mode d'implantation des stolons sur la souche n'est pas exactement déterminé, et surtout qui n'a pas été observé vivant. Peut-être est-ce la répétition un grand nombre de fois d'un phénomène analogue à celui qui est sûrement connu chez la *Trypanosyllis zebra*.

Il semble assez douteux qu'un animal en cet état se puisse mouvoir librement; bien que l'*Exogone gemmifera* et les *Sphærosyllis* (Voy. Viguier [1884]) soient encore actives alors même qu'elles sont encombrées par les jeunes qu'elles portent. Mais, comme rien ne nous fait supposer le parasitisme de la *Tr. gemmipara*, il serait difficile d'expliquer l'absence du tube digestif des stolons.

Quoi qu'il en soit, et pour donner une idée de ce sujet singulier à ceux qui n'ont pas le mémoire de Johnson, je me permets de reproduire ici ses deux principales figures (Voy. fig. 1 et 2). On verra, par le contraste entre ces dessins et mes photographies, l'avantage que présentent non seulement les sujets frais sur ceux qui ont subi une plus ou moins longue conservation, mais encore, si l'on se reporte aux figures empruntées au mémoire de de Saint-Joseph, la supériorité des photographies instantanées sur des dessins consciencieusement exécutés d'après des animaux vivants.

Qu'il me soit permis de rappeler ici que j'ai été le premier à faire des photographies microscopiques instantanées d'animaux vivants. L'instrument que Nachet donna comme de lui avait été construit sur mes indications, et n'aurait guère pu servir sans mon compresseur. Il a été du reste de beaucoup dépassé par celui que j'ai fait faire entièrement sur mes dessins, et bien entendu par un autre constructeur, dès 1885, et dont j'ai publié la description dans la *Nature* n° 807 (1888). Si l'étroitesse de mes crédits m'empêcha de

faire mieux depuis lors, je puis bien rappeler, puisque d'autres l'oublient, que je fus l'auteur de cette application de la photographie dont J. Bonnier (1) a reconnu fort aimablement pour moi les avantages.

L'exactitude des descriptions et des dessins que je donnais alors a été reconnue également par Braem (2) et Korschelt (3), ces trois auteurs ayant simultanément revu un petit Eunicien dont je parlais dans ce travail ; et je profite de l'occasion qui m'est offerte pour montrer sur quels documents je travaillais alors.

Le groupe des Phyllodociens pélagiques — que j'ai constitué en 1886 avec des animaux inconnus jusque-là, et avec d'autres dispersés dans les familles des Lycoridiens, des Syllidiens et des Phyllodociens — a été complètement admis par Reibisch [**1893** et **1895** (*passim*)] qui a retrouvé la plupart de mes types : une espèce nouvelle d'un genre que j'avais créé, et deux autres genres qui s'y relient étroitement. Mon genre *Maupasia*, qu'il n'a pas revu, se place, selon lui, d'une part entre son genre *Haliplanes* et les Pélagobies, et d'autre part entre son genre *Pedinosoma* et les Lopadorhynques. Il a bien voulu me dédier le *Lopadorhynchus* auquel j'avais conservé le nom d'*Hydrophanes Krohnii*. Quant à Apstein [**1900**], son ouvrage principal est plutôt de nomenclature et de statistique que de description ; mais il ne m'adresse aucune critique qu'il ne me fût aisé de réfuter si je m'occupais ici d'un travail de faune.

Mon mémoire de 1886 a donc subi l'épreuve du temps ; de même que celui de 1884, confirmé pour tous les points essentiels par de Saint-Joseph [**1887**] et Malaquin [**1893**]. Et puisqu'à peu près tous mes types ont été revus, que leur description a été reconnue exacte par des naturalistes com-

(1) J. Bonnier, *Annélides du Boulonnais* (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 1893, vol. XXV, p. 217 et 218).

(2) Braem, *Zur Entwickelungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis* (Zeitschr. f. Wiss. Zool., 1894, p. 189).

(3) Korschelt, *Ueber Ophryotrocha puerilis* (Zeitschr. f. Wiss. Zool., 1894, p. 228 et 229).

pétents, il m'est bien permis de revenir sur les vues théoriques suggérées par des études patientes, et qui, admises par certains auteurs, ont été critiquées par d'autres sans motifs suffisants. Ces idées n'ont nullement été conçues *a priori* comme le prétend à la légère Racovitza [**1896**] (qui ne semble pas avoir jamais vu un seul des animaux dont j'ai parlé), bien que E. Perrier ait publié, en **1881**, la première édition de ses *Colonies animales*.

Aussi bien, les petits détails sont-ils choses relativement peu importantes. Et je ne me serais sans doute pas décidé à publier des photographies qui dorment dans mes cartons depuis près de dix-sept ans, si elles ne m'avaient fourni l'occasion d'affirmer de nouveau mes vues au sujet de la valeur morphologique de la tête des Annélides ; quoi qu'il soit loin de ma pensée de vouloir discuter ici les nombreux travaux dont ces animaux ont été l'objet. La plupart d'entre eux, même certains qui, à en juger par leur titre, sembleraient devoir figurer dans la bibliographie de ce petit mémoire, ne sauraient entrer dans ses étroites limites.

Langerhans, dont je connaissais le travail, paru en **1879** et en 1884 (1), puisque je le discutais dans le mien, n'a nullement *prouvé*, comme semble le croire Racovitza [**1896**, p. 144], qu'il y a *toujours* un bourgeonnement dans les cas de stolonisation des Syllidiens. Sur les figures publiées par Gravier ([**1900**], Pl. I, fig. 11-14) pour sa *Procerastea Perrieri*, il pourrait s'agir aussi bien d'un sillon superficiel déterminé par l'épaississement ectodermique si visible sur les figures 28 (Pl. IX) et 11 C (Pl. XIII) de Malaquin, que de l'apparence causée par une cloison intersegmentaire. Les données fournies sont insuffisantes pour se faire une opinion. Et, du reste, comme il y a un bourgeonnement médian très net chez la *Procerastea Halleziana* de Malaquin (Pl. XI), nous devons, dans cette discussion, laisser de côté les *Pro-*

(1) La première partie seule nous intéresse et se trouve signalée à la bibliographie.

cerastea, ainsi que tous les cas douteux, comme je le faisais déjà en 1886. Mais il reste des cas de Schizogamie *simple*.

Claparède [**1864**] rappelle (p. 527) les observations de Krohn et de de Quatrefages, et y ajoute les siennes. Presque en même temps Ehlers [**1864**] la signale et la figure chez la *Syllis fiumensis* (Pl. IX, fig. 5). Je l'ai constatée depuis chez diverses Syllis ; et cela se voit aussi chez le *Trypanosyllis zebra*.

Il est alors évident pour tout observateur (mais Racovitza, qui accuse les autres d'opinions préconçues, ne paraît pas s'être donné la peine de se faire là-dessus une opinion personnelle) que c'est un anneau de l'agame qui *se transforme* en tête du stolon, et donne à lui seul toute la tête, comme je l'expliquais en 1886.

Certains faits de régénération peuvent nous prouver la même chose; mais c'est à tort que Gravier (**1898**, p. 176) écrit que mon opinion est surtout fondée sur la régénération que j'ai figurée chez l'Exogone [**1886**, Pl. XXVI]. La planche suivante du même mémoire montre cinq exemples conformes à la photographie (fig. 6) et aux deux figures que je reproduis ici d'après de Saint-Joseph (fig. 7 et 8).

J'ai suivi toutes les phases de cette transformation ; et je persiste à croire, contrairement à Goodrich [**1898**, p. 250], que si les choses sont souvent plus compliquées, même chez les Polychètes, c'est à ces cas très simples qu'il faut demander la valeur morphologique de la tête.

L'embryogénie de ces vers ne peut en effet nous renseigner là-dessus. Même dans les cas où la larve est uniformément ciliée, et l'on peut se demander alors si c'est un fait primitif, cette larve semble toujours complexe, comprenant au moins la région céphalique, la région du pygidium, et une zone d'accroissement, d'étendue variable et que, pour cette raison, je ne puis regarder, avec Malaquin (p. 435), comme *un* zoonite formateur, que sous cette réserve que, dans la plupart des cas, les choses se sont déjà compliquées.

En admettant même que la larve soit d'abord simple elle se divise du moins, dès le début de son évolution, en ces trois parties ; et l'accroissement, pour être intermédiaire, ce qui est une nécessité chez des animaux libres, n'en aboutit pas moins à la différenciation de segments *nettement équivalents dans les cas primitifs* ; et l'on n'a donné jusqu'ici aucune raison qui me paraisse suffisante, pour exclure de la série l'anneau céphalique et le pygidium.

La théorie émise avec tant d'assurance par Meyer [**1891**, *a*] d'une segmentation secondaire d'animaux primitivement simples, et qui naturellement s'appliquerait à tous les animaux segmentés, me semble contredite par les faits ; et je ne puis considérer avec lui (p. 299) « die Vorfahren der Ringelwürmer als kräftige raüberische Turbellarien, welche, pelagisch lebend, seiner Zeite die Meere beherrschten ».

Cette idée avait été déjà émise en termes moins précis, et surtout moins pompeux, par Lang [**1884** et **1888**], qui semble tenté d'interpréter les Turbellariés comme descendant des Cténophores en passant par les formes si douteuses de la *Ctenoplana* et de la *Cœloplana*. Elle me semble inacceptable, comme je le dirai plus loin. En tout cas, on ne saurait invoquer les anomalies de segmentation signalées par Cori [**1892**], par Florence Buchanan [**1893**] et par Pruvot et Racovitza [**1895**], dans les discussions sur l'origine de la métamérie. Il suffit à cet égard de citer la dernière phrase de Cori (p. 578) : « Allerdings ist dabei zu entscheiden ob diese Fälle bei den Anneliden als Rückschlage zu einem primitiven Zustand, oder als rein secundäre Erscheinungen zu betrachten sind. »

Que les larves se transforment en annélides par simple accroissement, comme dans les cas de gestation que j'ai figurés [**1884**, Pl. IV et V], ou que, mises en liberté de bonne heure, elles subissent des adaptations à la vie pélagique et deviennent des Trochophores, qui sont loin d'être toutes équivalentes entre elles, ce n'est point là que nous pourrons trouver la solution du problème.

C'est bien, en effet, comme une adaptation à la vie pélagique d'une larve primitivement très simple que l'on s'accorde généralement à regarder aujourd'hui la Trochophore; et, malgré la valeur scientifique de l'auteur, personne ne semble avoir adopté les vues exposées par Kleinenberg dans son long travail [**1886**] au sujet des rapports de la Trochophore et de l'Annélide.

Cette phase Trochophore, qui correspond à des états de développement assez différents suivant les cas, est bien une adaptation pélagique de la jeune Annélide; de même que la *Trochosphæra æquatorialis* de Semper est une adaptation pélagique d'un Rotifère. Mais il n'y a aucune raison de supposer un lien quelconque entre l'une et l'autre. Leur ressemblance, limitée à la forme extérieure et à la disposition du tube digestif (1), est le résultat de la similitude des conditions d'existence ; et les Rotifères, à ne considérer même que leur appareil excréteur, semblent les descendants plus ou moins dégénérés de formes qui proviennent peut-être indirectement des Polychètes; mais ne sauraient se trouver dans leur lignée ancestrale (2).

On ne saurait par conséquent conclure de la simplicité (qui n'est probablement qu'une simplification) du Rotifère à la simplicité de la Trochophore.

Celle-ci, ne représentant qu'une adaptation temporaire, peut manquer, non seulement chez les annélides à gestation, mais, ainsi que l'a montré Reibisch [**1895**] (Pl. II) pour les Pélagobies, chez des types pélagiques, qui ne subissent aucun changement de forme, et dont le développement est aussi simple que celui des Exogones. Il en est vraisemblablement de même chez les Tomoptéris. Toutefois ces animaux n'ont pas été suivis depuis l'œuf, et les figures de jeunes que donne Apstein [**1900**] sont absolument insuf-

(1) Voy. Zelinka [**1892**, p. 150], pour la non-homologie de la Trochophore et du Rotifère.

(2) Lang [**1884**, p. 679] suppose que les Rotifères proviennent des Archiannélides ; et que le *Dinophilus* est « irgendwo » dans cette série.

fisantes. Il faut du reste laisser de côté les cas où la trochophore est ébauchée, ce qui prouve qu'elle a dû exister chez quelque ascendant.

Mais ce n'est pas après avoir écrit mon mémoire de 1884 que j'aurais pu supposer (en 1886), comme le pense Racovitza, que la larve la plus simple que nous connaissions chez les Polychètes représente purement et simplement l'anneau céphalique; puisqu'elle contient indubitablement aussi l'extrémité postérieure du corps. Chez les Polychètes, les phénomènes sont évidemment masqués par l'accélération embryogénique indispensable à des animaux qui doivent être de bonne heure en état de mener une vie indépendante; mais la Trochophore, bien que moins complexe que le *Nauplius*, n'est pas non plus un être simple.

Quant à la zone d'accroissement, elle ne dépend en réalité pas plus du pygidium que de la tête, bien qu'elle semble en relation plus intime avec le premier. C'est en effet aussi une nécessité chez des animaux libres que les segments se différencient plutôt du côté de l'anneau céphalique, et dans un ordre régulier chez les formes primitives. Mais la production de nouveaux segments est loin d'être toujours aussi régulière, comme on peut le constater chez certains Arthropodes et chez des types forts différents de Vers — soit que le phénomène n'influe que sur l'accroissement du corps, soit qu'on le voie lié à sa dissociation.

Le passage de mon mémoire de 1886 que cite Racovitza avait sans doute besoin d'être précisé, puisqu'il a pu être interprété d'une façon qui ne correspond pas exactement à ma manière de voir.

Mais si, chez les Polychètes, nous n'assistons pas à un processus de bourgeonnement à partir de la tête, cela ne prouve nullement que cette tête soit complexe, et je critiquais déjà en 1886 (p. 359) les idées que venait d'émettre à ce sujet Pruvot, dans sa thèse de 1885.

Bien qu'ayant collaboré (en 1895) avec Pruvot, Racovitza s'est vu, comme Pruvot lui-même, forcé de renoncer à l'hy-

pothèse d'une complexité de la tête, qu'il appelle *lobe céphalique* (*lobe prostomial* des auteurs) (1). Mais il soutient [**1896**, p. 173] qu'elle n'est point l'homologue d'un anneau du corps.

Les raisons qu'il en donne sont les suivantes :

a. La présence :

1° *De trois régions sensitives*. — Mais plusieurs organes sensoriels peuvent se développer sur un seul et même anneau, et causer le développement de centres nerveux corrélatifs. La grande variabilité du nombre des yeux et des appendices aurait pu susciter quelques doutes dans son esprit.

2° *D'appendices pouvant être en nombre impair*. — Il renonce en effet à expliquer avec Pruvot [**1885**, p. 327] l'antenne impaire comme résultant de la fusion de deux antennes symétriques, — comme le faisait encore Malaquin [**1893**] bien qu'acceptant ma nomenclature, — et Gravier [**1898**, p. 177] reconnaît lui aussi la difficulté d'une pareille interprétation, que j'avais critiquée en 1886 (p. 374). — Mais, de même que la proposition précédente, celle-ci se trouve exposée tout au long dans le travail en question, où j'ai aussi démontré (p. 372) que les appendices les plus différenciés (palpes des Lycoridiens) se rattachent très simplement, non seulement aux antennes, mais même aux cirrhes, par mon observation sur l'*Odontosyllis gibba*. Si personne, je crois, n'a relevé cette observation, par contre on admet maintenant la position céphalique des organes nucaux pairs (*Pterosyllis*, *Virchowia*) ou impairs (*Odontosyllis*) ordinairement attribués avant moi au soi-disant *segment buccal*. (Celui-ci qui, nous allons le voir, ne mérite en rien ce nom, pourrait cependant porter aussi une excroissance dorsale, d'après Gravier [**1900**, *b*].)

Il est dès lors très naturel que le système musculaire soit

(1) A peine signalerai-je ici la thèse de Darboux : *Sur les Aphroditiens* (Lille, Danel, 1899). Il ne se réfère (p. 29) qu'à Racovitza, Goodrich et Gravier, dont il croit l'opinion admise par *tous* les zoologistes !

disposé dans la tête autrement que dans les anneaux suivants ; et que, pour la même cause, cela se retrouve aussi dans le pygidium.

b. L'ABSENCE :

1° *De segmentation vraie*, ce qui se comprend puisque la tête correspond à un anneau simple.

2° *De parapodes et de soies*. — J'ai montré chez la *Pontodora* que les parapodes eux-mêmes pouvaient devenir des organes tactiles. Rien ne nous dit que des antennes ordinaires n'aient pas eu primitivement cette origine. Le très grand acicule des Pontodores et des grands cirrhes des Tomoptéris est en régression très marquée dans les petits cirrhes, chez les espèces où ceux-ci, toujours considérablement réduits, existent encore. Cet acicule peut avoir complètement disparu d'appendices qui seront dès lors antenniformes. Les parapodes biramés des Tomoptéris devraient contenir au moins deux acicules. Ceux-ci avortent tous deux, ainsi que les soies, sur presque toute la longueur du corps ; car les véritables cirrhes dorsaux et ventraux se développent en une rame effective, et, bien que molle, suffisante chez un animal pélagique. Mais, à la partie antérieure, où les véritables cirrhes ne se développent point, Apstein [**1900**, p. 39] a vu, sur de très jeunes sujets, que les pseudo-cirrhes sont en réalité des parapodes biramés, dont une branche se développe beaucoup, tandis que l'autre s'atrophie. « Das auffallendste ist dass das Zweite Fühlercirrhenpaar anfangs zweiästig ist *wie ein Parapod*; der eine trägt die für das zweite Cirrenpaar charackteristische lange Borste. » Tout cela concorde; et j'attache beaucoup plus d'importance à cette observation qu'à l'origine des nerfs, invoquée, ainsi que nous allons le voir, par Pruvot et Meyer.

Quant à l'absence de soies, elle n'est pas une preuve sans réplique, car elles avortent où elles sont inutiles ou gênantes. Elles manquent, non seulement sur la tête, où

elles seraient toujours gênantes, mais fréquemment sur les segments antérieurs.

En opposition à la *tête* Racovitza définit (p. 173) le *soma* par la présence (entre autres choses) de *parapodes et de soies*. Or, sans parler de types plus éloignés, les *parapodes* manquent, tandis que les *soies* subsistent, chez nombre de Polychètes tubicoles, ainsi que chez les Oligochètes, et certains Géphyriens, où les soies elles-mêmes subissent une réduction. Les *parapodes* subsistent, tandis que les *soies* avortent sur presque toute la longueur du corps des Tomoptéris. Il ne se développe jamais *ni parapodes ni soies* chez les Polygordiacés, non plus que chez certains Géphyriens.

Racovitza croit « se tirer d'affaire », pour reprendre les expressions mêmes qu'il emploie à mon égard (p. 144), en déclarant que « tous les segments (du *soma*) sans exception sont pourvus à l'état adulte, *ou l'ont été pendant un stade de leur développement phylogénétique ou ontogénique, de bulbes sétigères et de soies* ».

3° *De tube digestif.* — Ceci est *inexact*, même en laissant de côté les stolons produits par schizogamie.

La position de la bouche est, il est vrai, peu visible sur la plupart des figures représentant des Annélides — ces animaux étant généralement montrés par la face dorsale.

Cependant, dès 1845, Krohn ne s'y était pas trompé, et dit textuellement « der Münd liegt unterwärts am Kopfe ». Il la représente du reste ainsi (Pl. VI, fig. 3). Chez *tous* les Alciopiens où la face inférieure de la tête est représentée, que la trompe soit extroversée ou non, on constate toujours que la bouche est *en avant* des palpes qui, tout le monde (et Racovitza lui-même) l'admet, sont des appendices céphaliques. On peut voir à ce sujet : Levinsen [**1885**] (fig. 3, 8 et 9); Viguier [**1886**] (Pl. XXIV, fig. 3); Apstein [**1891**] (fig. 10); id. [**1892**] (Pl. 5, fig. 2); id. [**1900**] (Pl. I, fig. 6 et 7; Pl. II, fig. 19; Pl. III, fig. 24; Pl. IV, fig. 40, et Pl. V, fig. 45 et 47).

Chez les Phyllodociens, on la voit presque terminale chez la *Pontodora*, Viguier [**1886**] (Pl. XXII, fig. 14), l'*Ios-*

pilus et le *Phalacrophorus* (Pl. XXIII, fig. 4 et 10). Elle recule un peu sur la face ventrale chez la *Lacydonia* (Marion et Bobretzky [1875], Pl. VII, fig. 17A), et chez la *Pelagobia* (Viguier [1885] Pl. XXI, fig. 4), où cependant, chez de jeunes larves à deux segments sétigères, Reibisch [1895] (Pl. II, fig. 7) l'a vue s'ouvrir au niveau même des antennes inférieures; tandis qu'elle est plus tard un peu en arrière. Elle a rétrogradé encore davantage chez la *Maupasia* (Viguier [1886], Pl. XXI, fig. 17) et chez l'Haliplanes (Reibisch [1895], Pl. II, fig. 11). Enfin, bien que s'ouvrant nettement sur l'anneau céphalique, comme chez les *Lopadorhynchus Henseni* et *nationalis* (Reibisch [1895], Pl. III, fig. 6 et 11), finit par être bordée en arrière par l'anneau suivant chez l'*Hydrophans Kronii* ou *Lopadorhynchus Viguieri* de Reibisch, Viguier [1886], Pl. XXII, fig. 4).

Les observations faites depuis mon travail ont confirmé *tout* ce que je disais alors (p. 368) en ajoutant des types intermédiaires. Et c'est précisément parce que les Phyllodociens pélagiques nous montrent le passage graduel de la position initiale de la bouche à sa position ordinaire, que je m'y suis arrêté davantage. Car on comprend que je ne puisse traiter avec le même détail toutes les autres familles, et que je cite plutôt les types sur lesquels je suis le mieux documenté.

Mais, comme le dit avec raison [1893] (p. 34) Malaquin, qui l'a figurée chez des Syllidiens (Pl. IV, fig. 1 à 5) après Marion et Bobretzky [1875] (Pl. III, fig. 8, A et 9, A et Pl. IV, fig. 12, A), cette position est *normale* chez les Annélides Polychètes.

Est-ce à dire qu'elle soit invariable? Loin de là. Non seulement nous l'avons vue reculer jusqu'au bord antérieur du deuxième anneau, mais, elle peut aussi se trouver entre le second et le troisième (*Scalibregma inflatum*, ainsi qu'on le voit sur la figure 2 de la planche XIII, du travail d'Ashworth [1901], et comme il le dit dans son texte (p. 243). Elle est entre le troisième et le quatrième chez la *Tomop-*

teris de la figure 5, planche XXV de mon mémoire de 1886. Chez le *Chrysopetalum occidentale* de H. P. Johnson [**1897**] elle se voit sur la figure 16 de la planche V, entre le 4e et le 5e anneau; et d'après le texte (p. 161) elle est bordée postérieurement par le 5e segment post-céphalique. Aussi Johnson donne-t-il comme caractère : « mouth set far back ». Enfin Ehlers (*loc. cit.*) nous dit (p. 71) et représente (Pl. I, fig. 2) que, chez l'*Euphrosyne racemosa*, la bouche est une fente longitudinale, intéressant les segments 3-5.

Du reste, Racovitza lui-même a représenté ([**1896**], Pl. I, fig. 2) l'extrémité antérieure d'une *Eurythoe borealis* où la bouche, limitée en arrière par le troisième segment sétigère, s'étend sur les deux précédents (1). Il explique, il est vrai (p. 184 et 185), que ce déplacement n'est qu'apparent, « car les moitiés des deux premiers segments ont subi une torsion en avant. Leurs régions médianes étant restées sur place, aussi bien du côté dorsal que du côté ventral ont dû s'étirer considérablement, et contourner aussi bien l'orifice buccal que la partie postérieure de l'organe nucal... Sur la face ventrale, les deux parties médianes des deux premiers segments se sont enfoncées à l'intérieur du plancher postérieur du vestibule buccal ». Mais, en fait, il s'agit bien évidemment d'un recul de la bouche, chez un animal où les cloisons intersegmentaires persistent, bien que déformées. Que ces cloisons viennent à disparaître, comme chez les Tomoptéris, et cet argument s'évanouit à son tour. Les observations concordantes de Pruvot, qui croyait en 1885 les *grands cirrhes* innervés par le cerveau, de moi, qui invoquais, en 1886, leur ressemblance avec les parapodes des Pontodores, de Meyer qui, en 1891, les croit innervés par la deuxième paire de ganglions ventraux, ne laissent aucun doute sur ce fait que le *grand cirrhe* est bien, comme le dit Meyer, « ein über den Mund nach vorn hinaus vorgeschobenes Rumpfparapodium (2) ».

(1) On la voit dans la même position sur la figure 1, *a* (Pl. VIII *bis*) du *Règne animal*.

(2) L'insuffisance ou la disparition des cloisons intersegmentaires joue un

Les explications de Racovitza ne sont pas plus satisfaisantes quand il écrit pour le *Chrysopetalum debile* (p. 216) : « L'orifice buccal paraît donc situé dans le quatrième segment ; mais, ici aussi, les relations normales sont simplement masquées par des soudures postérieures. »

Tandis que cet auteur s'acharne à distinguer nettement le *segment buccal* (premier segment du *soma*, suivant lui) du *prostomium*, Wilson [**1892**] considère, par contre, que ce segment buccal fait également partie d'une région non segmentée du corps, « and arises morphologically as a differenciation of the head » (p. 424), ce pourquoi il est, lui aussi, vertement tancé par Racovitza (p. 155, 156).

En réalité, la position de la bouche varie considérablement suivant les types. Il ne saurait, par conséquent, être question d'un *segment buccal fixe* ; et je peux, sans affaiblir mon raisonnement, laisser de côté les Glycères, où Gravier [**1898**, p. 160] soutient qu'il ne s'agit que d'une fausse annulation de ce qu'il appelle le *prostomium*.

Il en reste assez pour que je ne voie aucune raison péremptoire pour ne point admettre que la tête porte primitivement la bouche comme le pygidium porte l'anus ; et que si elle peut perdre tout rapport avec le tube digestif, c'est un phénomène secondaire et non primitif.

Il est, comme on le voit, bien prouvé — et cela par un grand nombre d'auteurs différents, même par ceux qui n'admettent pas mes idées : 1° que la bouche peut se trouver sur le premier segment, ou *tête* ; 2° qu'elle peut reculer, ou, ce qui revient au même, que des appendices post-oraux, appartenant à des segments suivants, peuvent passer en avant d'elle, chez les Annélides comme chez les Arthropodes.

grand rôle dans le passage des Polychètes typiques, où cependant elles peuvent être incomplètes, ou même manquer soit totalement (Tomoptéris), soit en partie (Térébelliens, etc.), aux Géphyriens, où elles peuvent être ébauchées dans la larve et disparaître plus tard (Échiure) ou n'apparaître jamais (Bonellie). Elles manquent aussi totalement, sauf la première, chez l'Œlosome, du groupe des Oligochètes (Voir Perrier, **1897**).

De ce qu'elle est ordinairement placée entre le premier et le second segment, on n'est pas en droit de conclure que c'est sa position initiale; et, malgré ce que prétend Racovitza, la *tête* ne peut pas plus être caractérisée par l'*absence*, que le *soma* par la *présence* d'une portion du tube digestif. Les autres raisons invoquées par cet auteur ne sont pas plus décisives que celles qui ont trait au tube digestif, aux parapodes et aux soies.

Mais on ne semble guère se douter que j'ai dit cela il y a bientôt seize ans.

Meyer [**1891**, *b*, p. 507] ignore que, après Pruvot [**1885**], j'avais, moi aussi, apporté une preuve nouvelle du fait chez les *Tomopteris*. Il ne connaît pas mon mémoire, et Greeff, dont il avait peut-être lu le travail, ayant méconnu l'acicule des *Pontodora* fort difficile à voir sur le vivant, cet argument lui échappait.

En effet, les Pontodores n'ont été revues depuis que par Reibisch, qui eut en mains un grand nombre de sujets; mais renonça à en donner une nouvelle description « da... eine Beschreibung in den beiden schon öfter citirten Arbeiten von Greeff und Viguier *sehr genau* enthalten ist [**1895**, p. 17] ». Les acicules se retrouvant aisément sur les sujets conservés, Reibisch a dû, sans nul doute, vérifier mon observation.

Je n'ai point l'intention de reprendre ici la discussion de l'origine *probable* des Annélides; et je renverrai ceux que la question intéresse aux ouvrages cités et à leurs listes bibliographiques.

Ce que je rappellerai simplement, c'est que deux opinions nettement opposées se trouvent en présence : l'une, faisant dériver les Annélides polychètes des Turbellariés, se trouve déjà dans les publications de Lang [**1884** et **1888**], a été défendue en **1891** par Meyer, qui ne cite point Lang, et par Racovitza [**1896**] (p. 151) rempli d'admiration pour la *lumineuse théorie* de Meyer, il aurait pu dire de Lang; l'autre

prend, au contraire, comme point de départ les Polychètes et en fait dériver les autres Annélides, les Géphyriens, les Turbellariés, les Némertiens, etc. Elle se trouve déjà exposée dans les *Colonies animales* de Perrier [**1881**], précisée et étendue dans le *Traité de zoologie* de cet auteur (fascicule paru en 1897). Elle a été admise en principe par Hatscheck, par moi, par Malaquin, et pour une *agonisante théorie* (comme le dit Racovitza, p. 149) elle ne se porte pas trop mal. Aussi bien, est-il piquant de voir un naturaliste qui tient pour la fixité absolue de la position de la bouche chez les Polychètes, leur attribuer comme ancêtres lointains les Turbellariés dont la bouche peut varier de position depuis l'extrémité antérieure du corps jusque tout près de l'extrémité postérieure. Comment définit-on chez ceux-ci le *prostomium*, dont les Polychètes devraient avoir hérité d'eux ?

Il est du reste beaucoup plus naturel quoique le critérium soit loin d'être absolu, de considérer comme des types primitifs les êtres dont les larves sont relativement simples ; et toutes les larves de Turbellariés ou de Némertiens ont un développement ou fort compliqué ou masqué par l'abondance de vitellus nutritif.

Quant aux rapports que peut avoir la tête (ou prostomium) des Annélides avec la tête des Arthropodes, il est évident que la première ne saurait constituer que la région tout à fait antérieure de la seconde. La Trochophore est déjà complexe. Le Nauplius l'est bien davantage, et ne représente encore, outre le telson et la zone d'accroissement, qu'une partie de la tête des Arthropodes où on l'observe.

Si, comme il est vraisemblable, les Arthropodes dérivent des Vers, la transformation a eu lieu à une époque, ou pour mieux dire à des époques (car toutes les larves primitives d'Arthropodes aquatiques ne sont pas équivalentes), où les larves s'étaient déjà compliquées, où le phénomène de recul de la bouche, que l'on constate déjà chez les Polychètes, était très marqué, et accompagné d'une atrophie des appen-

dices de la tête primitive; — atrophie que l'on constate fréquemment, même chez des Errantes (Euniciens, Syllidiens [Gravier, **1900**, *b*], etc., apparentées de fort près à des types où l'appareil tentaculaire est très développé.

Si j'insiste sur l'homologie de la tête et des autres segments, ce n'est point que je considère son système nerveux comme homologue de celui des anneaux situés en arrière d'elle. Je me suis nettement exprimé à cet égard; et n'ai rien à changer aux idées que j'exposais en **1886** (p. 356 et suiv.) au sujet de la *céphalisation*, c'est-à-dire des causes qui ont amené, chez les animaux libres, la formation d'une tête.

C'est donc un argument sans valeur que d'invoquer contre l'homologie de la tête et des anneaux suivants les différences de leurs centres nerveux, de leurs masses musculaires, et des cavités qu'elles peuvent présenter.

Aussi bien, tout l'intérêt de la discussion est-il de savoir si les différences, que personne ne conteste, sont secondaires, comme je le pense, ou primitives, comme le supposent mes contradicteurs.

Et de même: — que la segmentation du corps soit primitive ou secondaire, ce n'est point là une question intéressant seulement quelques formes inférieures; mais tous les animaux segmentés, jusqu'aux Vertébrés supérieurs et à l'Homme.

Alger, janvier 1902.

Je ne puis que signaler ici les notes de Pruvot (*C. R. Ac. Sc.*) du 27 janvier et du 17 février, en approuvant la réponse faite (*C. R.* du 24 février) à cette dernière par E. Perrier. Comme il le dit, *le bourgeonnement postérieur au contact du telson* (ou pygidium) *est le phénomène fondamental*. Toutefois, dans l'ontogenèse, on n'observe que fort rarement la formation d'anneaux parfaits par le pygidium. C'est pourquoi, j'ai parlé ici d'une *zone d'accroissement*. — Perrier ayant approuvé (p. 455) mon interprétation des stolons, il est bon de signaler que Pruvot (**1891**, p. 526) était alors de cet avis.

16 mars.

OUVRAGES CITÉS

1845. Krohn, *Zoologische und Anatomische Bemerkungen über die Alciopiden* (Archiv für Naturgeschichte).

1863. Claparède, *Beobachtungen über Anat. und Entw. wirbelloser Thiere* (Liepzig).

1864. Id., *Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres* (Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, XVII).

1864. Ehlers, *Die Borstenwürmer*. Leipzig.

1868. Claparède, *Annélides chétopodes du golfe de Naples* (Mém. de la Soc. de Phys., etc., de Genève, XIX).

1875. Marion et Bobretzky, *Étude des Annélides du golfe de Marseille* (Ann. des Sc. nat.).

1879. Langerhans, *Wurmfauna von Madeira*, 1re partie (Zeitschr. für Wiss. Zoologie).

1881. Id., *Ueber einige canarische Anneliden* (Nova acta der K. Leop. Carol. Ak.).

1881. E. Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*. Paris, Masson.

1884. Lang, *Die Polycladen* (Fauna und Flora des Golfes von Neapel).

1884. Viguier, *Sur l'Exogone gemmifera, et quelques autres Syllidiens à gestation* (Arch. de Zool. expérim.).

1885. Levinsen, *Spolia atlantica. Om nogle pelagiska annulata* (K. D. Selsk. Skr. 6 Rœkke Afd III, 2, Copenhague).

1885. Mac-Intosh, *Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger* (Zoology, vol. XII, *Report on the Annelida Polychæta*).

1885. Pruvot, *Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annélides Polychètes* (Arch. de Zool. expérim.).

1886. Viguier, *Recherches sur les Annélides pélagiques* (Arch. de Zool. exp.).

1886. Kleinenberg, *Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorynchus* (Zeitschr. für Wiss. Zoologie).

1887. De Saint-Joseph, *Les Annélides polychètes des côtes de Dinard* (1re partie) (Ann. des Sc. nat.).

1888. Id., *Id.* (2e partie).

1888. Lang, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie* (1re partie).

1890. Pruvot, *Sur la régénération des parties amputées, comparée à la stolonisation normale chez les Syllidés* (Congr. de l'Assoc. Fr. à Limoges).

1891. Apstein, *Die Alciopiden der Nat. Hist. Mus. in Hamburg* (Jahrbuch d. Hamb. Wiss. Anstalten, VIII).

1891 *a*. Meyer, *Die Abstammung der Anneliden* (Biologisches Centralblatt).

1891 *b*. — *Ueber die Morphologische Bedeutung der borstenträgenden « Fühlercirren » von Tomopteris* (Biol. Centralbl.).

1892. Apstein, *Callizona Angelini* (Festschrift für Leuckart, Leipzig).
1892. Cori, *Ueber Anomalien der Segmentirung bei Anneliden, und deren Bedeutung für Theorie der Metamerie* (Zeitschr. f. Wiss. Zoologie).
1892. Wilson, *The Cell-lineage of Nereis* (Journ. of Morphology, vol. IV).
1892. Zelinka, *Studien über Räderthiere III* (Zeitschr. f. Wiss. Zoologie).
1893. Florence Buchanan, *Peculiarities in the segmentation of certain Polychætes* (Quarterly Journal of Microscopical Science, vol. XXXIV).
1893. Malaquin, *Recherches sur les Syllidiens*. Lille, Danel.
1893. Reibisch, *Die Phyllodociden der Plankton Expedition* (Zool. Anzeiger, n° 422).
1894. Andrews, *Some abnormal Annelids* (Quarterly Journ. of Micr. Science).
1895. De Saint-Joseph, *Les Ann. pol. de Dinard* (4e partie).
1895. Pruvot et Racovitza, *Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls* (Arch. de Zool. exp.).
1895. Reibisch, *Die pelagischen Phyllodociden und Typhloscoleciden der Plankton-Expedition* (Ergebnisse der Pl. Exp.).
1896. Racovitza, *Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes*. (Arch. de Zool. exp.).
1897. H. P. Johnson. *A preliminary account of the marine Annelids of the Pacific Coast* (Proceedings of the California Academia of Sciences. Zoology, 3d series, vol. I, n° 3).
1897. E. Perrier, *Traité de zoologie*, fasc. IV. Paris, Masson.
1898. Gravier, *Étude du Prostomium des Glycériens* (Bulletin scient. de la France et de la Belgique).
1898. Goodrich, *On the relation of the Arthropod Head to the Annelid Prostomium* (Quaterly Journ. of Micr. Science).
1900. Apstein, *Die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton-Expedition* (Ergebnisse der Pl. Exp., vol. II).
1900 *a*. Gravier, *Sur une nouvelle espèce de Procerastera* (Ann. des Sc. Nat.).
1900 *b*. Id., *Sur un nouveau type de Syllidien* (Bulletin du Muséum d'Hist. Nat., n° 7).
1901. H. P. Johnson, *The Polychœta of the Puget Sound Region* (Proceedings of the Boston Society of Nat. Hist.).
1901. Ashworth, *The Anatomy of the Scalibregma inflatum* (Quarterly Journ. of Microscopical Science).
1901. Giard, *Sur la régénération chez les larves de Polydora* (Congrès de l'Ass. fr. pour l'avancement des Sciences, à Ajaccio).

EXPLICATION DE LA PLANCHE IX

Cette planche a été composée avec :

1 Deux figures (72 et 76) du mémoire de Johnson [**1901**], l'une à 13, l'autre à 23 diamètres;

2° Quatre photographies originales, l'une à 9,5, les trois autres à 28 diamètres. *Toutes à la lumière transmise*;

3° Deux dessins (fig. 55 et 56) du Mémoire de de Saint-Joseph [**1887**], à 36 et 22 diamètres.

L'ensemble, étant trop grand, a été réduit photographiquement (et *sans retouches*) de un tiers; ce qui donne, en chiffres ronds, les dimensions indiquées ci-dessous.

Fig. 1 et 2. — *Trypanosyllis gemmipara* (H. P. Johnson).

Fig. 1. — Extrémité antérieure (face dorsale), × 8 : *p*, palpe.

Fig. 2. — Bourgeons caudaux, vus du côté ventral. Le centre de prolifération est sur la gauche, où l'on voit un groupe de jeunes bourgeons, × 16.
(Cette figure est redressée, et la légende, traduite de Johnson, est, par suite, corrigée.)

Fig. 3-8. — *Trypanosyllis zebra* (Grube, 1860; Marenzeller, 1874; Langerhans, 1879; Viguier, 1886; ou *Tr. Krohnii* (Marion et Bobretzky, 1875 ; de Saint-Joseph, 1887.

Fig. 3. — Extrémité antérieure, vue dorsale, montrant l'armature pharyngienne, × 6. (Deux bulles d'air se voient à gauche des antennes latérales gauches.)

Fig. 4. — Une partie de la même région, dans la même position, × 18.

Fig. 5. — Extrémité postérieure du même sujet (toujours en vue dorsale) montrant la partie régénérée et l'orifice *o* par où le tube digestif de l'agame communiquait avec celui du stolon, × 18.

Fig. 6. — Partie antérieure de ce stolon (♂) qui était fixé en *o* de la figure 5 (vue ventrale), × 18. (La mise au point ayant été faite sur la bouche, les cirrhes et les rames se voient mal.)

Fig. 7. — Stolon ♂, ayant évacué ses spermatozoïdes, × 24.

Fig. 8. — Stolon ♀, × 14.

ÉTUDE ANATOMIQUE ET HISTOLOGIQUE
DU DISTOMUM LANCEOLATUM

Par J. ANGLAS et E. de RIBAUCOURT,

DOCTEURS ÈS SCIENCES, PRÉPARATEURS A LA SORBONNE (P. C. N).

La petite Douve du Foie, ou Distome lancéolé, est un parasite assez commum des canalicules biliaires des Ruminants et du Mouton en particulier. Ses dimensions, à l'état adulte, atteignent environ 19 millimètres de longueur et $1^{mm},5$ de largeur ; l'animal étant transparent, il est assez facile d'en faire directement, sous le microscope, une étude sommaire, montrant les rapports des principaux organes (fig. 1).

Mais, dès qu'il s'agit de préciser des connexions plus délicates, cette méthode est insuffisante ; d'autre part, toute dissection est impossible. Cela explique que l'anatomie de ce parasite présente encore des lacunes importantes ; nous essayons de les combler dans ce présent travail.

La nécessité de nouvelles recherches sur *Distomum lanceolatum* nous a été démontrée par l'enseignement même que nous donnons, depuis plusieurs années, au laboratoire de Zoologie du P. C. N., sous la direction de MM. R. Perrier et H. Fischer. Le Distome lancéolé fait partie des manipulations classiques. Or, nous nous trouvions embarrassés pour expliquer les rapports précis de certains organes, notamment de l'appareil génital, et parfois pour répondre aux

questions de jeunes gens curieux des détails. D'autre part, les renseignements fournis par la bibliographie étaient incomplets, épars et souvent en désaccord.

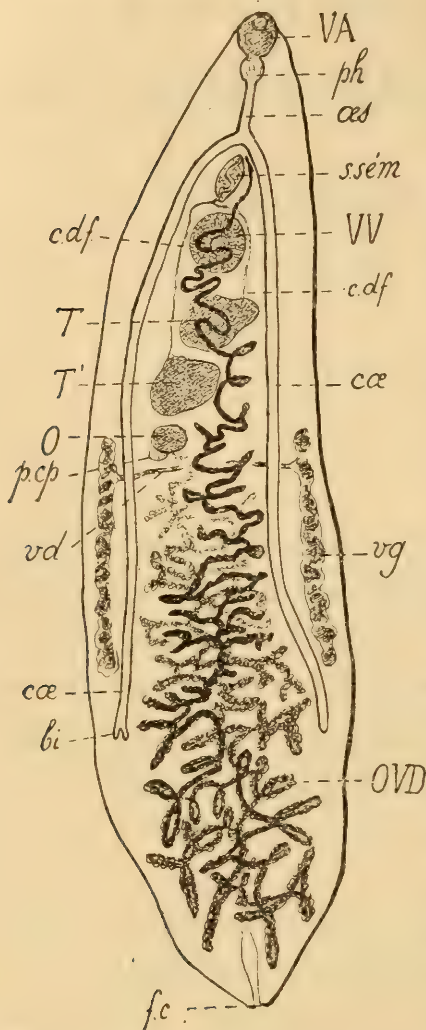


Fig. 1. — Vue générale du *Distomum lanceolatum* examiné par la face ventrale ; — un des cæcums est d'une manière anormale légèrement bifurqué (*bi*). — Pour toutes les lettres, consulter la table commune à toutes les planches, placée à la fin de cette étude, p. 352.

Il nous a donc paru désirable de reprendre cette monographie, que nous exposerons aussi brièvement que possible. Au cours de notre description, nous indiquerons les principales références avec les auteurs dont nous confirmons ou dont nous discutons les résultats ; pour les autres, nous prions le lecteur de consulter la bibliographie rapportée à la fin de cette étude.

Technique histologique. — Nous avons eu recours à l'étude directe sur les exemplaires que nous voyons chaque année en nombre considérable, soit sans, soit avec coloration préalable. Mais c'est la méthode des coupes fines et sériées qui nous a fourni le plus de résultats.

La fixation des tissus est, chez ces animaux, particulièrement délicate.

Le sublimé nous a donné d'excellents résultats, soit pur (à 5 p. 100), soit avec l'acide acétique (liquide de Zenker).

Nous avons également employé avec succès la dissolution de sublimé additionnée d'acide picrique, ou encore d'acide chromique et d'acide picrique.

Pour toutes ces fixations, nous avons pris la précaution

de prendre des exemplaires *vivants*, placés sur une lame de verre, bien à plat, et recouverts soit de bile (où ils vivent), soit d'eau salée à 7 p. 1000, liquide physiologique qui ne les fait pas rétracter. Progressivement, on ajoute le liquide fixateur de façon à immobiliser le Distome « sans qu'il s'en aperçoive », pourrait-on dire, ce qui se traduit par l'absence de toute contraction. De la sorte, on peut espérer avoir fixé « en place » les divers éléments histiques. Enfin, la fixation est achevée à température tiède, ou même chaude, jusqu'à 50 ou 60°.

Après inclusion minutieuse à la paraffine, et orientation de l'animal, on a pratiqué des coupes transversales, des pariétales, et des frontales. Ces dernières, de réussite plus difficile, et pour l'orientation et pour la coupe elle-même, donnent, si elles sont satisfaisantes, des indications d'ensemble très précieuses et très claires ; aussi nous y sommes-nous particulièrement appliqués.

Les colorations qui nous ont donné les meilleurs résultats sont celles à l'hématéine, et à l'éosine, avec les divers degrés d'intensité que nécessitent des éléments dont l'avidité chromatophile est très différente. Enfin, pour les terminaisons nerveuses, nous avons eu recours à la méthode de Golgi (chromate de potassium et nitrate d'argent).

Nous allons décrire successivement les téguments, le tissu conjonctif, l'appareil digestif, l'appareil excréteur, le système génital, le système nerveux. Chacun de ces points sera l'objet d'un chapitre spécial.

CHAPITRE PREMIER

TÉGUMENTS

Ils sont constitués : 1° par une cuticule ; 2° par une couche musculaire en plusieurs assises. L'importance relative de ces zones varie suivant la région du corps que l'on considère (fig. 2, 3, *m*) :

1° La couche cuticulaire externe, sans structure bien définie, se détache difficilement de la couche sous-jacente et forme parfois de petits mammelons sur les bords latéraux du corps.

Vogt et Yung, en décrivant cette couche chez la *Fasciola hepatica* (*D. hepaticum*), ont mentionné de petites écailles en forme de piquants. Il en existe d'analogues chez le *D. lanceolatum* ; mais elles sont ocalisés à la face ventrale en arrière de la ventouse ; leur situation indique bien qu'elles jouent un rôle dans la locomotion de ces Vers. (fig. 11, *n*). Nous avons de plus rencontré, dans l'espèce qui nous occupe, des éléments en bâtonnets, distincts des précédents (fig. 3, *b*) ; on les trouve sur les parties latérales de la région moyenne du corps : il ne faut pas d'ailleurs les confondre

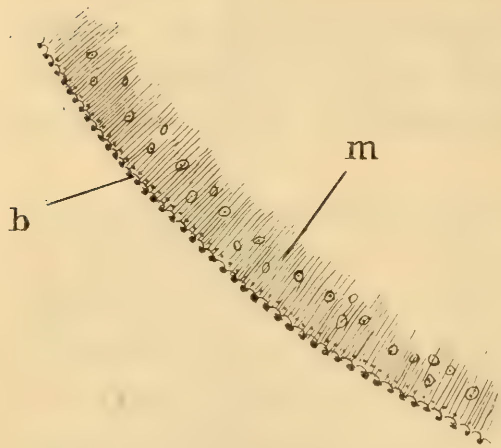


Fig. 2. — Structure du tégument. — *m*, muscles ; *b*, bâtonnets.

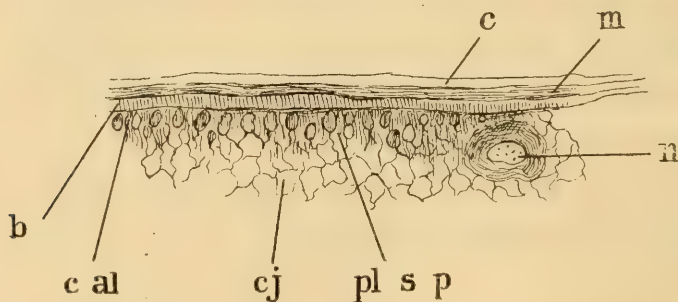


Fig. 3. — Les couches tégumentaires successives. — *c*, cuticule ; *m*, muscles ; *b*, bâtonnets ; *c. al*, cellules allongées ; *pl. sp*, plaque sensorielle postérieure ; *n*, cellule excrétrice.

avec le prolongement des fibrilles musculaires sous-jacentes, obliquement coupées par le rasoir. Ces bâtonnets sont en relation, par leur partie inférieure avec les éléments cellulaires que nous décrirons plus loin (Voy. chap. VI, § 7) ; ces cellules prennent en certaines places du corps un développe-

ment considérable, et elles semblent former alors, surtout dans les régions ventrales latérales, un véritable feutrage par l'entre-croisement désordonné de leurs prolongements.

On a décrit, sous la cuticule du *D. hepaticum*, une couche de cellules rondes, granuleuses, avec grands noyaux également ronds et granuleux. Nous n'avons pas trouvé chez les adultes du *D. lanceolatum* l'équivalence de cette assise; mais nous avons vu de très grosses cellules glandulaires excrétrices, assez rares, dispersées aux environs des bords latéraux et de la ventouse ventrale, ainsi que de plus petites cellules ramifiées, en rapport avec les terminaisons des nerfs tégumentaires antérieurs (fig. 4 et 5, *c. ex*, *c. mp*); mais ni les unes ni les autres ne nous paraissent constituer ici de couche spéciale.

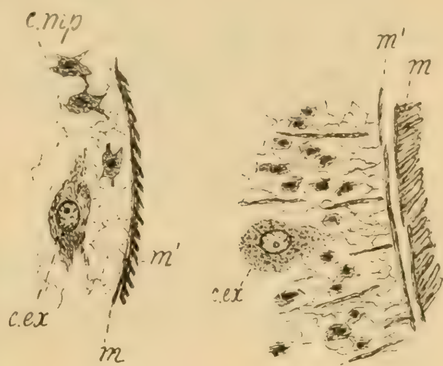


Fig. 4 et 5. — Muscles sous-tégumentaires, *m*, *m'*, et éléments cellulaires sous-jacents : grandes cellules excrétrices (*c.ex*), et cellules plus petites, fortement colorables, souvent multipolaires, *c.mp*.

Pour bien étudier les téguments du *D. lanceolatum*, il est nécessaire de les examiner chez de jeunes individus. Mais, même dans ce cas, nous n'avons pas vu de couche sous-jacente matrice de la cuticule, et sécrétant celle-ci. Nous croyons, au contraire, que cette cuticule est primitivement cellulaire, et qu'elle perd bientôt cet aspect en se transformant en cette couche anhiste, décrite chez les Distomes plus âgés. Chez les jeunes, elle est fortement granuleuse, et devient ultérieurement plus mince et plus homogène;

2° Sous la cuticule, nous trouvons la couche musculaire. Sommer, chez *D. hepaticum*, lui a décrit trois assises qui sont, de la périphérie vers la profondeur : A) une de fibres circulaires ; B) une de fibres longitudinales ; C) une de muscles obliques, visibles à la région latérale et antérieure.

La même disposition se retrouve chez le *D. lanceolatum*,

comme on s'en assure facilement en pratiquant à l'avant des coupes frontales tangentielles (fig. 6). En certaines régions du corps (par exemple aux parties latérales qui avoisinent les glandes vitellogènes), il existe entre les deux assises B et C une zone supplémentaire composée de sortes de bâtonnets dont nous décrirons plus loin les rapports avec les plaques sensorielles (chap. VI). La partie sous-jacente est, à ce niveau, recouverte d'une multitude de cellules allongées, de petite taille, et dont les noyaux sont relativement volumineux. Serait-ce l'équivalent de la couche qui aurait été décrite à tort comme matrice de la cuticule?

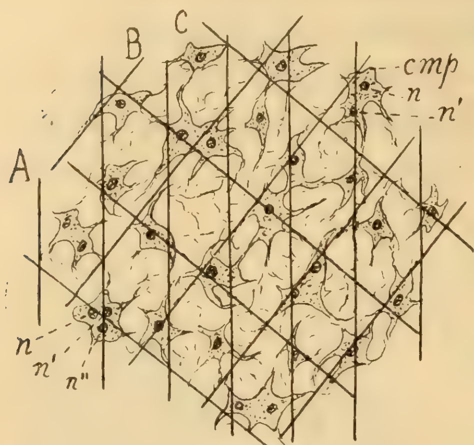


Fig. 6. — Coupe parallèle au tégument montrant les trois directions (A,B,C). des fibres musculaires, et, dans un plan plus profond, des cellules multipolaires.

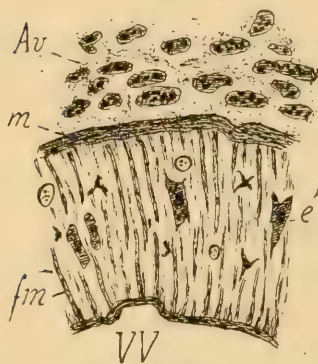


Fig. 7. — Portion de ventouse ventrale. — A*v*, anneau sensoriel ventral ; divers éléments cellulaires sont entremêlés aux fibres musculaires.

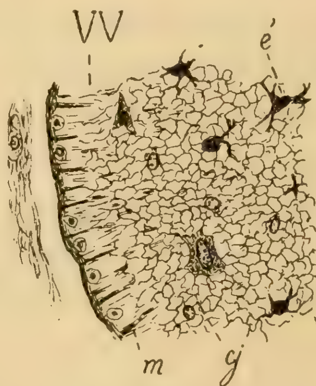


Fig. 8. — Coupe plus profonde de la ventouse: le tissu conjonctif est réticulé (*cj*); il se continue par le parenchyme du corps; ici toutefois il est plus dense et contient de nombreux éléments cellulaires.

Au niveau de la ventouse ventrale, des fibres spéciales entourent circulairement cet organe et compliquent le système musculaire d'un nouvel élément fibrillaire (fig. 7 et 8, *m*).

La ventouse constitue elle-même un anneau musculaire dont le centre est creusé en forme de cupule (fig. 9), elle est principalement constituée par des fibres radiées entre lesquelles on voit de nombreux éléments cellulaires (fig. 7), notamment des cellules à forme étoilée (*é*). Dans sa couche la plus profonde, elle se continue avec le parenchyme du corps par un tissu conjonctif réticulé à mailles plus serrées (fig. 8, *cj*).

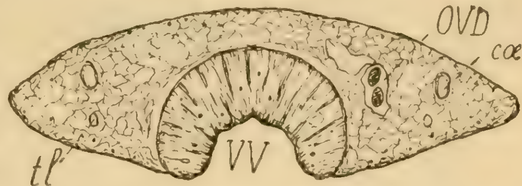


Fig. 9. — Coupe transversale passant par la ventouse ventrale.

Le centre de la ventouse ventrale a diverses formes suivant les exemplaires. Il peut prendre l'aspect d'un cercle ou d'une ligne transversale, ou encore d'un triangle dont un sommet est dirigé en avant (fig. 18, 19, 20, V.V.).

CHAPITRE II

TISSU CONJONCTIF

Les Trématodes n'ont pas de véritable cœlome. La masse du corps est remplie par un tissu *conjonctif réticulé* (fig. 10, 11, 14, 21, *cj*); ses mailles forment une sorte d'éponge

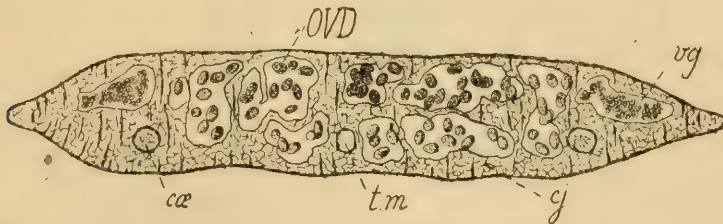


Fig. 10. — Coupe transversale de la petite Douve au niveau du milieu des glandes vitellogènes.

où les échanges nutritifs s'accomplissent facilement. Ainsi s'explique, chez la Douve, l'absence de tout appareil circulatoire spécialisé, et le peu de différenciation de l'appareil excréteur.

Sur des coupes fixées et colorées, on voit que les mailles

de ce réticulum sont plus ou moins régulièrement tapissées par une substance homogène, qui provient de la coagulation du liquide cavitaire du corps. On y voit de nombreuses granulations : les unes sont excessivement ténues et opaques ; d'autres acquièrent une dimension comparable à celle des noyaux de leucocytes, mais elles ne retiennent pas l'hématoxyline et se colorent en rose transparent par l'éosine. Ces corpuscules sont probablement des excreta accumulés dans le tissu conjonctif.

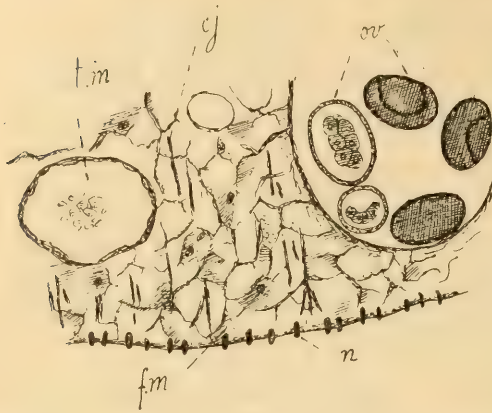


Fig. 11. — Coupe transversale de la région postérieure du corps, montrant le tissu conjonctif (*cj*). Le tronc médian de l'appareil excréteur (*t.m*) est près de la face ventrale ; dans l'oviducte sont des œufs en voie de segmentation ; l'un d'eux (*ov*) commence à se pigmenter; *n*, petites écailles tégumentaires.

En avant de la ventouse ventrale et dans la région antérieure du corps (fig. 15, *cj*), les mailles du tissu conjonctif forment un feutrage plus compact. On y voit de nombreux éléments étoilés, à prolongements ramifiés et recourbés, qui rappellent par leur forme et leurs rapports les cellules nerveuses des Vertébrés (fig. 12, *c. ram*). Ces cellules ramifiées sont en rapport avec le système nerveux lui-même et peuvent être considérés comme formant un tissu conducteur pour les phénomènes de sensibilité ou de mouvement (Voy. chap. VI, *Remarque* 2).

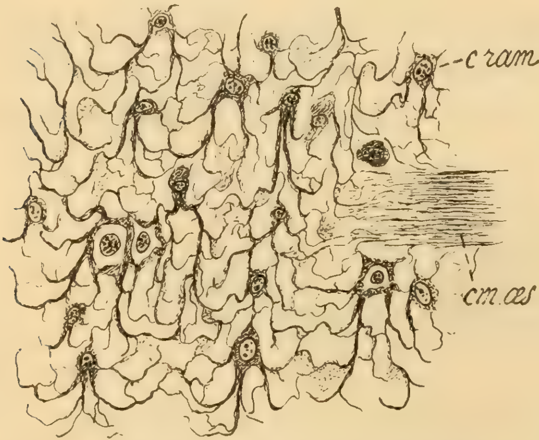


Fig. 12. — Tissu spécial, situé latéralement et un peu dorsalement par rapport au système nerveux cérébroïde. Il est formé de cellules ramifiées (*c.ram*) réunissant les éléments nerveux véritables au tissu conjonctif.

Dans la partie terminale du corps, le conjonctif est, au contraire, très lâche et son aspect est lacunaire; il est traversé rectilignement par le canal excréteur médian, et sinueusement par l'oviducte; mais il ne présente aucune particularité.

Des *fibres musculaires* dorso-ventrales traversent ce tissu conjonctif; elles sont grêles et espacées (fig. 10 et 11, *fm*).

Il faut noter également la présence de divers éléments cellulaires, surtout dans la région antérieure. Ce sont d'abord d'une part des *leucocytes* (fig. 15, *l*), à contours souvent peu distincts, mais dont les noyaux laissent voir très nettement leur structure chromatique granuleuse. On voit également des cellules de dimensions plus grandes (fig. 13, 14, 3, 4, 33, *c. ex*), à protoplasme sombre et peu homogène; la fixation les ayant souvent contractées, le conjonctif environnant leur forme parfois une sorte de capsule; leur noyau, net et volumineux, a un aspect vésiculaire, et présente, en plus d'un volumineux nucléole, quelques granulations qui se colorent en rouge vineux par l'hématoxyline et l'éosine, et non en violet vif comme la plupart des éléments chromatiques. Ces cellules semblent en rapport, au moins dans la région antérieure, avec l'origine des canaux excréteurs.

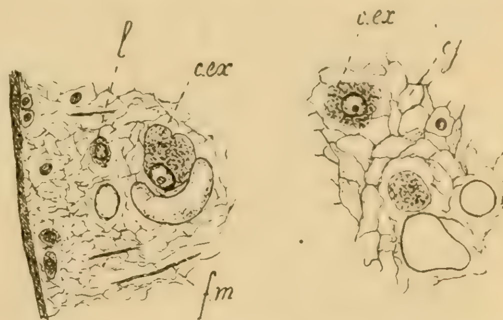


Fig. 13 et 14. — Cellules excrétrices au voisinage de la terminaison de tubes excréteurs.

Il faut donc les distinguer des véritables néphrocytes, indépendants des tubes de l'appareil excréteur, dont il sera parlé au chapitre IV, et que l'un de nous a déjà décrits chez les Lombricides.

L'étude du développement pourrait seule montrer comment le tissu conjonctif réticulé dérive d'éléments cellulaires; toujours est-il que chez l'adulte, l'aspect général est plutôt anhiste, surtout dans la région moyenne et postérieure du corps.

CHAPITRE III

APPAREIL DIGESTIF

Commence à la bouche, au centre de la ventouse antérieure (*V. A.*) et, par suite, ventralement; se continue par un pharynx (*ph*) ovoïde et un court œsophage (*œs*). Immédiatement en avant de la vésicule séminale, il se bifurque en deux cæcums cylindriques qui s'étendent latéralement jusque vers les deux tiers postérieurs du corps (*cæ*), mais sans présenter d'orifice : le tube digestif n'a donc point d'anus. Il ne présente pas non plus de glande digestive différenciée (fig. 1, 15, 16, 17).

Ventouse antérieure ou buccale. — Elle a dans son ensemble la forme d'un cône creux (fig. 15). L'épiderme qui le borde contient de très nombreux éléments sensoriels constituant l'anneau circumbuccal (fig. 15, A.*cb*). La paroi même de la ventouse est fortement musculeuse et comprend deux systèmes de fibres (*fm*) ; les unes convergeant vers le sommet du cône, où s'ouvre le pharynx ; les autres, parallèles entre elles et perpendiculaires aux précédentes : les noyaux de ces fibres sont très visibles et disposés avec une remarquable régularité.

Entre les fibres musculaires, on voit des cellules étoilées et ramifiées, qui fixent fortement l'hématéine (fig. 15, *é*). Elles semblent des éléments nerveux ou sensoriels; toutefois, elles ne paraissent pas en relation directe avec le système nerveux, et nous ne pouvons pas être affirmatif quant à leur fonction.

Pharynx et œsophage. — Les parois du pharynx sont épaisses et musculeuses, sa cavité petite (fig. 15, *ph*) ; ses deux orifices (vers la ventouse et vers l'œsophage) sont légèrement rétrécis. Sa longueur mesure environ 100 μ. L'œsophage, qui lui fait suite pendant 150 μ, diffère absolument d'aspect. Il est constitué par un simple

épithélium cylindrique dont les cellules, très petites, sont

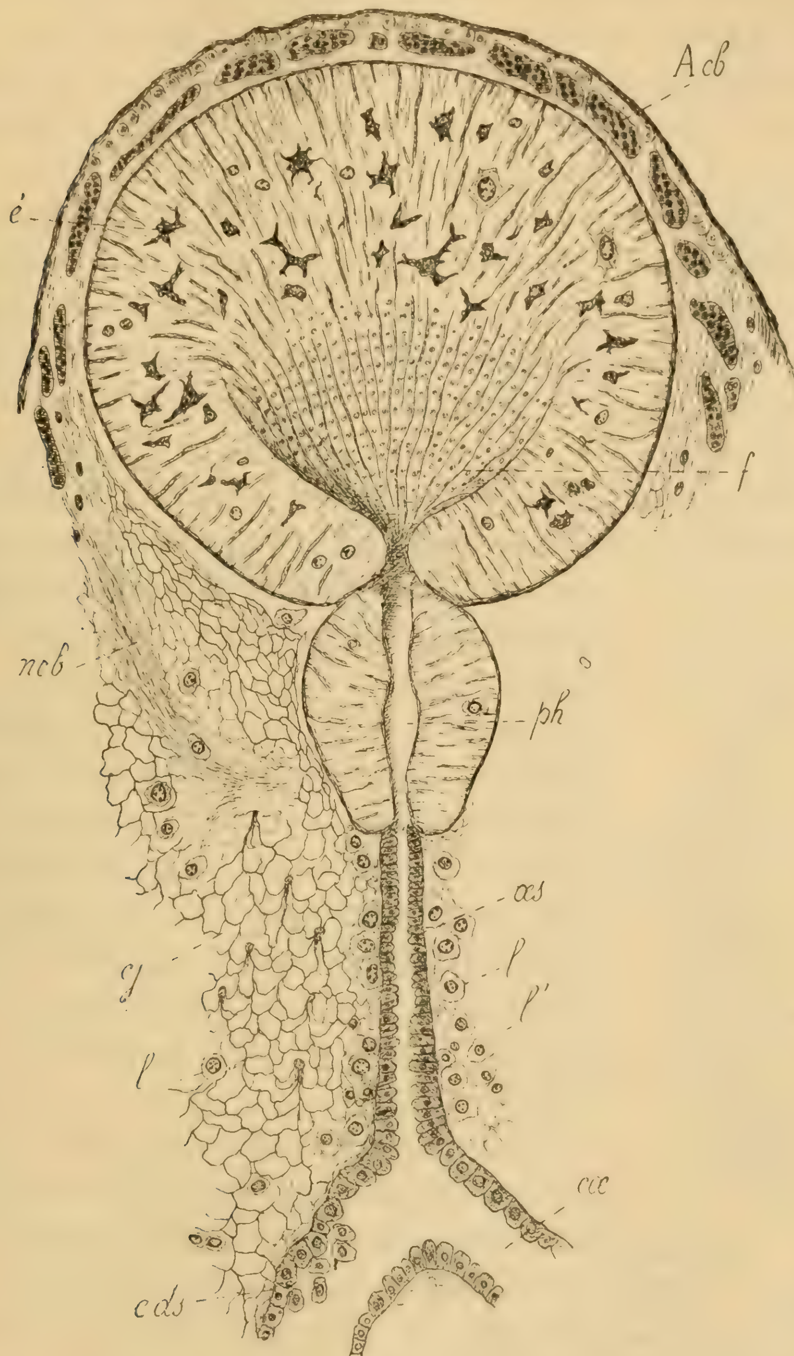


Fig. 15. — Coupe frontale de la ventouse antérieure de l'anneau circumbuccal (A.*cb*), du pharynx (*ph*), et de l'œsophage (*œs*). — Musculature de la ventouse, *f*; on remarquera la différence de structure entre la paroi de l'œsophage et celle des cæcums (*cœ*) dont les cellules sont ici cubiques ou isodiamétrales (*c.i*).

allongées et serrées les unes contre les autres (fig. 15,

œs) ; la paroi qu'elles forment présente, par suite, un aspect strié transversalement ; la structure cellulaire elle-même manque parfois de netteté. L'épaisseur de la paroi est relativement grande par rapport à celle de la lumière du canal (diamètre extérieur, 40 μ ; diamètre intérieur, 10 μ).

En examinant cette région, on est frappé par l'agglomération des leucocytes au voisinage immédiat de l'œsophage : en cet endroit, ils entourent le tube digestif comme nulle part ailleurs ; leur affluence paraît en rapport avec la structure très spéciale de la paroi (fig. 15, *l*, *l'*).

Le tissu conjonctif est un peu plus dense tout autour de l'œsophage ; de plus, le fond de la préparation prend plus fortement l'éosine à cet endroit, comme si un liquide albumineux y avait été coagulé et fixé.

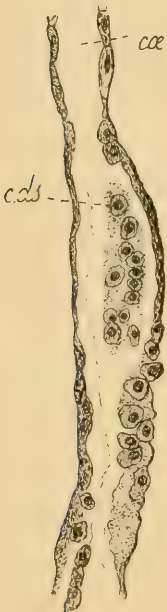


Fig. 16. — Un cæcum dans sa région moyenne. Les cellules de la paroi sont plus aplaties, et se desquament (*c.ds*).

Cæcums. — A partir du point de bifurcation, la paroi intestinale est fort différente ; au reste, son aspect varie suivant la région plus ou moins antérieure que l'on regarde, suivant l'individu examiné, et parfois même suivant le côté ; à un même moment, les cæcums, droit et gauche, ne sont pas forcément identiques.

D'une manière générale, dans la région antérieure, la membrane des cæcums est constituée par des cellules sensiblement iso-diamétrales (fig. 15, *c. i*) ; elles sont de plus en plus aplaties vers l'arrière ; dans les culs-de-sac terminaux, la paroi est très amincie et d'apparence anhiste (fig. 17, *a*). On voit même, par endroits, les cellules se détacher de la paroi, et ne laisser qu'une mince membrane pour tapisser le cæcum ; il se produit une véritable desqua-

mation par petites plaques cellulaires (1). — Ces cellules se séparent ensuite plus ou moins les unes des autres, et l'on en retrouve dans toute l'étendue des cæcums (fig. 16 et 17, *c. ds*). Elles sont baignées par le contenu intestinal, qui forme en partie la bile dont la Douve fait sa nourriture (fig. 17, *cæ*); mais, à mesure qu'elles s'avancent vers le fond des cæcums, ces cellules rentrent en histolyse, le noyau se condense, se fonce et perd sa structure normale; la plage cellulaire devient elle-même de plus en plus indistincte. En même temps, le contenu des cæcums paraît plus compact et se colore plus fortement. — Il arrive aussi que les cæcums ne soient bordés, dès leur bifurcation, que de cellules aplaties, ou bien encore que les deux cæcums ne soient pas identiques. Cela ne peut s'expliquer que comme deux aspects d'un même tissu surpris à divers moments de son activité physiologique. Le fonctionnement des deux cæcums peut donc ne pas être synchrone.

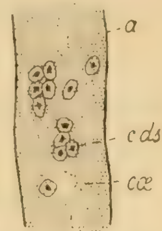


Fig. 17. — Un cæcum, dans sa région postérieure. Sa membrane est anhiste (*a*). Il est rempli d'une masse homogène où se distinguent des cellules détachées en voie de régression (*c.ds*).

Remarque I. — On pourrait se demander si les cellules rencontrées dans la cavité des cæcums ne sont pas des cellules hépatiques du Mouton, ingérées en même temps que la bile. Mais on n'en trouve point dans la partie antérieure du tube digestif, et seulement après la mue de la paroi des cæcums. De plus, leur identité avec les cellules de cette paroi et leur séparation constatée d'avec elle, tout cela dissipe le doute que l'on pourrait avoir un instant.

On pourrait supposer aussi que ces cellules se détachant de la paroi sont des leucocytes qui l'auraient traversée, venant de l'extérieur, et auraient pénétré dans les cæ-

(1) Cette disposition pourrait être interprétée comme due à une coupe tangentielle par rapport au cæcum ; mais l'examen des coupes en série, et le fait que l'on retrouve ces cellules en dégénérescence progressive jusqu'au fond des cæcums (fig. 17), font rejeter cette interprétation.

cums. Contre cette hypothèse, on peut faire remarquer :

1° Qu'au niveau du commencement des cæcums, les leucocytes n'entourent plus l'intestin (fig. 15).

2° Qu'ils ne l'entourent que dans la région œsophagienne, dépourvue de cellules libres dans sa cavité.

3° Qu'en aucun endroit on ne peut constater de diapédèse.

4° Qu'en revanche on voit très nettement, en certains endroits, la desquamation en plaques des cellules de la muqueuse.

Comment se fait la digestion? Comme il n'existe pas ici d'appareils glandulaires différenciés, nous devons nous demander quels éléments remplissent cette fonction, la bile ne pouvant pas être directement assimilable.

Les leucocytes agglomérés autour de l'œsophage nous paraissent former un premier appareil sécréteur, auquel on donnera, si l'on veut, le nom de *glande salivaire* diffuse (fig. 15, *l*, *l'*) ; ce que justifie la présence de la substance coagulable et colorable que nous avons constatée à cet endroit, et qui serait le produit de sécrétion. De plus, la disposition striée de la membrane œsophagienne serait particulièrement propre à faciliter le passage de cette sécrétion dans le tube digestif lui-même.

Un deuxième appareil glandulaire est représenté par la muqueuse elle-même; suivant l'état de sécrétion, ses cellules sont plus ou moins volumineuses, ce qui explique les différences d'aspect des deux cæcums. Les cellules qui se détachent de la paroi doivent servir à la transformation chimique du contenu cæcal, et se l'assimiler. Cette assimilation accomplie, elles dégénèrent et sont à leur tour absorbées par les tissus voisins, à travers la mince membrane des cæcums ; elles constituent pour l'organisme de la Douve une matière alimentaire très facilement assimilable. Il se produit ainsi une sorte de fonte cellulaire, de sécrétion holocrine ; les éléments servant d'intermédiaires dans la transformation assimilatrice digèrent et sont digérés à leur tour.

Remarque II. — La disposition du tube digestif en double cæcum est très particulière : elle résulte sans doute de nombreuses complications qui se sont surajoutées phylogénétiquement. C'est d'autant plus probable que le développement si compliqué des Trématodes n'a pas été réalisé d'emblée. On peut concevoir que les Trématodes dérivent de Turbellariés Rhabdocèles dont le tube digestif s'est considérablement réduit, et qui serait actuellement représenté, chez la Douve, par le pharynx et l'œsophage. Les organes génitaux, profitant de la place laissée libre, ont pris un développement complémentaire. On peut concevoir qu'un changement biologique ait nécessité ou favorisé un accroissement de volume de l'intestin. Le tube digestif, en trouvant la place occupée en arrière par la poche musculeuse du cirrhe (ou sac séminal), s'est forcément bifurqué sur cette sorte d'éperon ; il a formé deux cæcums qui refoulèrent devant eux le tissu conjonctif. Enfin, qu'une résistance anormale se produise sur un cæcum en voie d'accroissement, celui-ci peut, parfois, esquisser une bifurcation nouvelle (fig. 1, *bi*). C'est même ce fait qui nous a suggéré l'explication ci-dessus proposée.

CHAPITRE IV

APPAREIL EXCRÉTEUR

(Fig. 18, 19, 20, 11 et 27).

Le schéma des troncs est figuré par un Y. Il existe donc deux *canaux latéraux* longeant le corps depuis la région antérieure jusqu'au niveau des testicules (fig. 40, *t.l*). Ils se rapprochent alors obliquement et se réunissent sur la ligne médiane pour former un canal impair ou *tronc médian* (fig. 24, 40, 41, 42, *t.m*), lequel se termine, à la partie postérieure du corps, par un *orifice excréteur* appelé aussi *foramen caudale* (fig. 40, *f.c*).

Nous compléterons ici la description donnée par Knoch dans sa thèse (1894).

Remarquons bien ce fait que les deux troncs latéraux s'unissent vers la région des testicules, car, jusqu'à main-

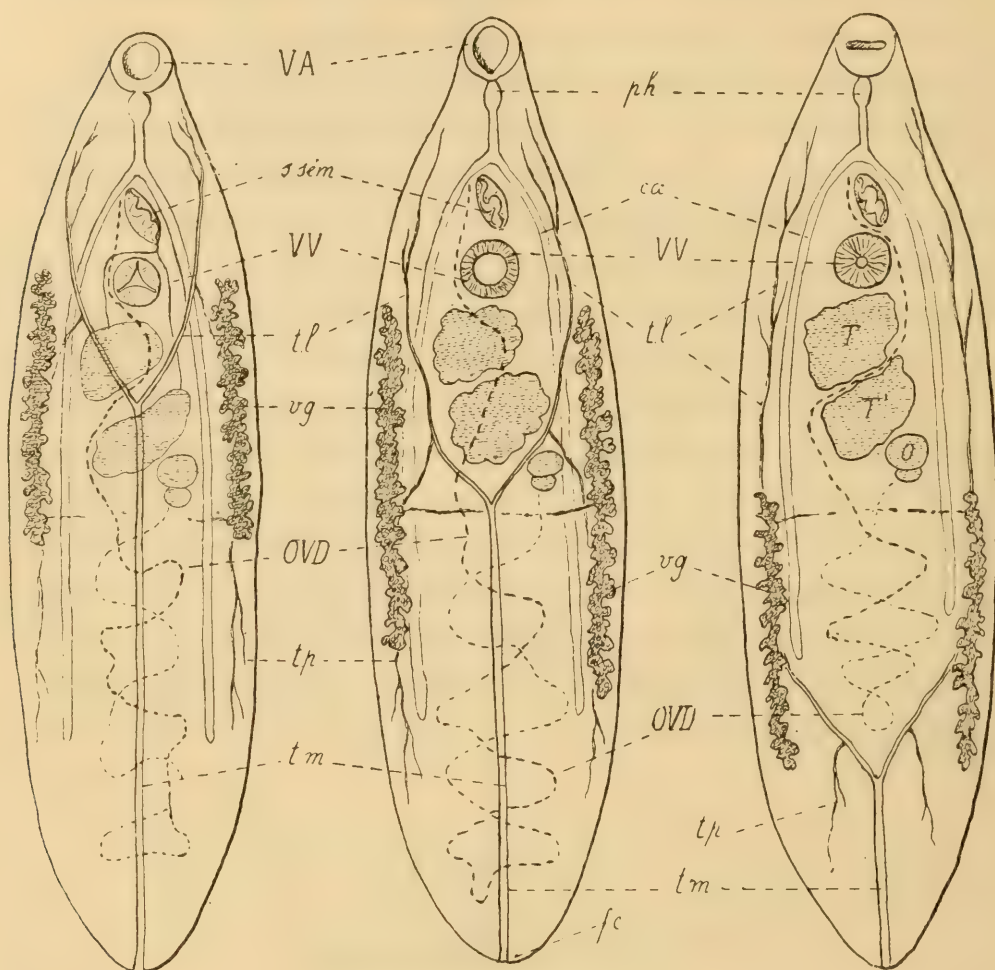


Fig. 18, 19 et 20. — Rapports et aspects divers de l'appareil excréteur et de l'appareil génital. La figure 19 représente la disposition ordinaire ; *tm*, tronc médian ; *tl*, troncs latéraux ; *tp*, troncs postérieurs. Remarquer également les formes différentes présentées par les ventouses, et notamment par la ventouse ventrale (VV).

tenant, on plaçait plus bas ce point de jonction. Néanmoins, chez de rares exemplaires, nous avons vu que ce point de confluence, origine du canal médian, peut varier de place (fig. 18 et 20), et être situé en arrière des testicules ou même à la partie postérieure du corps ; mais ceci est une exception. — Ces canaux principaux renferment toujours un

liquide éosinophile granuleux, bien visible sur les coupes fixées et colorées (fig. 11).

Issus des deux branches de l'Y, deux canaux latéraux de moindre calibre ou *troncs postérieurs*, se dirigent vers la partie postérieure du corps (fig. 19, *tp*); ils s'y distribuent dans le tissu conjonctif par d'autres canalicules plus ténus. Une disposition analogue existe pour la partie antérieure (fig. 21, *ta*).

Il est très difficile d'étudier la terminaison de ces canalicules, et l'examen d'un fort grand nombre de coupes est indispensable.

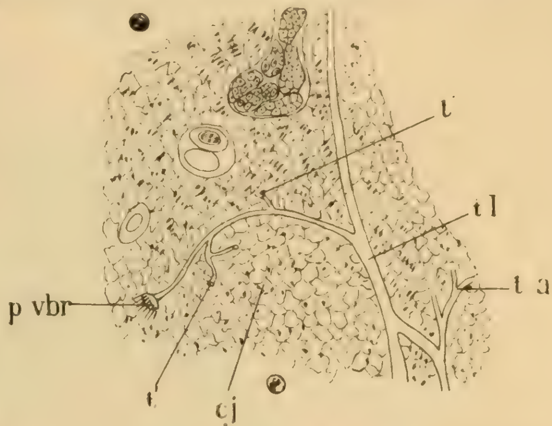


Fig. 21. — Ramifications du tronc latéral (*tl*) de l'appareil excréteur.

A l'avant du corps, des deux côtés de la ventouse buccale et au niveau de la ventouse ventrale, les troncs principaux se terminent par de véritables *pavillons vibratiles* (fig. 21 et 22, *p.vbr*). Mais les canalicules de second ordre (fig. 21 et 37, *t'*) partent du voisinage de grosses cellules en massue (fig. 37, *c.ex*), à gros noyau (déjà décrites), et ne possédant pas d'appareil vibratile visible (fig. 3, 4, 13, 14).

De plus, il existe dans la trame conjonctive du corps des éléments cellulaires de forme amiboïde, et probablement mobiles ; leur taille est considérable et atteint 30 μ environ (fig. 22 et 37, N.*ph*, et fig. 36). Nous les considérons comme de véritables *néphrocytes* (1), ayant une fonction excrétrice accessoire ; tout au moins servent-ils à une accumulation transitoire, ainsi que semblent le montrer les éléments granuleux qu'ils renferment et qui seraient des excreta. Il faut remarquer en outre que ces néphrocytes sont cantonnés uniquement dans la région antérieure du corps, la plus

(1) E. de Ribaucourt, *Étude sur l'anatomie comparée des Lombricides* (Bull. sc. de la France et de la Belgique, t. XXXV, 1901, p. 211-311).

active physiologiquement, au point de vue nerveux, comme au point de vue musculaire (muscles des ventouses, du pharynx, du canal éjaculateur). Il est naturel de penser que les déchets de cette activité soient plus abondants dans cette région et imprègnent des cellules spéciales ou néphrocytes.

Notons enfin que dans le voisinage de ces cellules, on observe presque toujours une ramification des canalicules

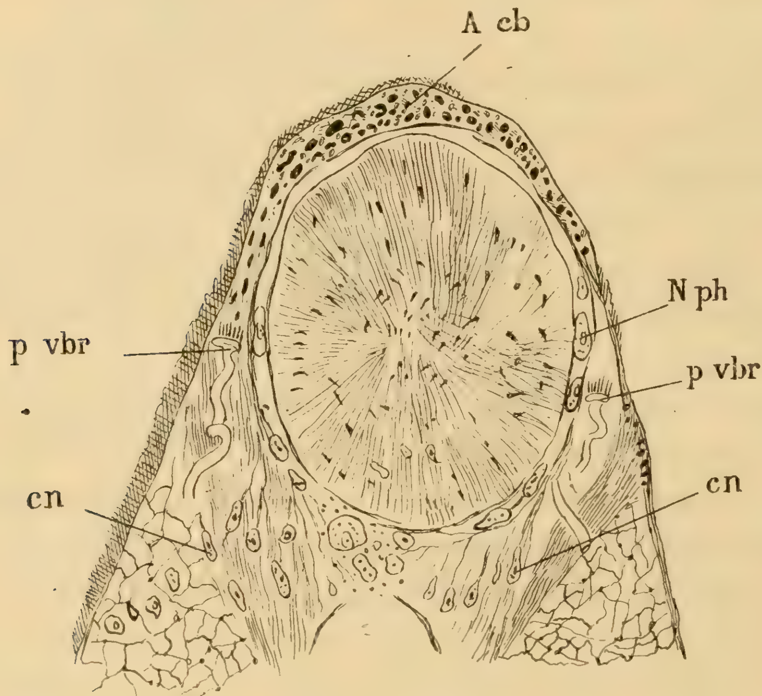


Fig. 22. — Terminaisons de l'appareil excréteur par des pavillons munis de cils vibratiles (*p. vbr*); *Nph*, néphrocytes; *cn*, cellules nerveuses en rapport avec l'anneau circumbuccal, *A. cb*.

excréteurs; mais il est impossible d'établir un rapport anatomique de continuité.

Les parois du canal excréteur médian terminal sont primitivement cellulaires (fig. 11, *tm*); avec l'âge, elles deviennent anhistes. Quant aux canaux latéraux, ils n'ont jamais l'aspect cellulaire, même chez les jeunes exemplaires, et ils se forment, croyons-nous, aux dépens de la trame conjonctive elle-même. Celle-ci, particulièrement lâche et spongieuse, forme déjà un appareil conducteur des excreta, comme des substances digestives en voie d'assimilation ;

mais c'est un appareil indifférencié dont les canaux ci-

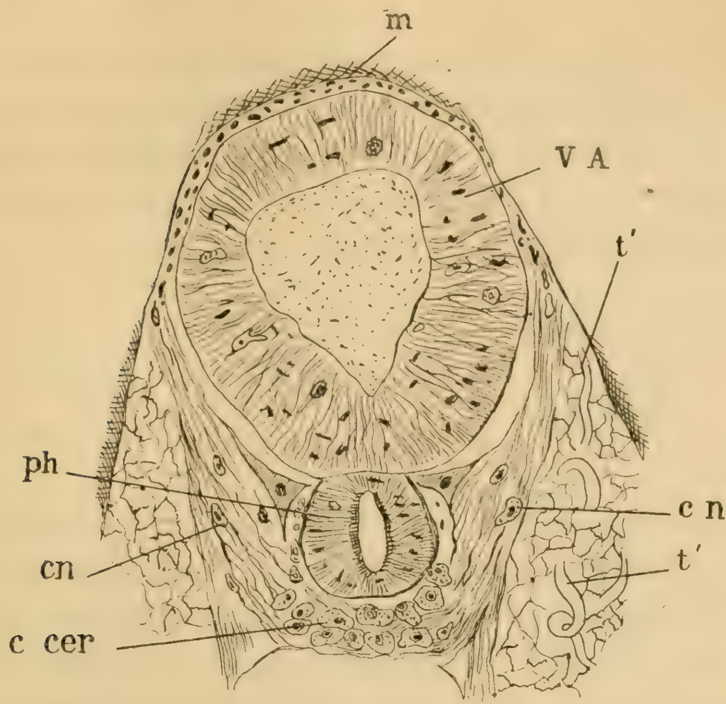


Fig. 23. — Région antérieure. — *c. cer*, collier cellulaire cérébroïde en arrière du pharynx (*ph*); *t'*, canalicules de second ordre de l'appareil excréteur ne présentant pas de pavillons vibratiles.

dessus décrits ne seraient, suivant nous, qu'une spécialisation et un perfectionnement acquis progressivement.

Remarque. — Dans son étude du *Distomum lanceolatum*, Schuberg s'est occupé de l'appareil excréteur. Pour cet auteur, la terminaison des canalicules capillaires ne communique jamais directement avec les interstices des mailles du conjonctif; leur extrémité est fermée par une cellule qui semble se continuer avec les parois du canalicule. C'est ce que nous avons constaté et décrit à propos des terminaisons des canalicules de second ordre. Mais il existe à l'extrémité des troncs excréteurs principaux de véritables pavillons vibratiles (fig. 23 *bis*),



Fig. 23 *bis*. — Un pavillon vibratile très fortement grossi.

très rares, il est vrai, et dont nous avons des préparations démonstratives.

Quant aux grosses cellules répandues dans tout le corps et que Schuberg décrit comme des cellules ganglionnaires, il y a sans doute lieu de distinguer entre les cellules des plaques sensorielles et les néphrocytes décrits plus haut, et plus spécialement localisés à l'avant.

CHAPITRE V

SYSTÈME GÉNITAL

Les glandes génitales de la Douve sont au nombre de cinq. Deux sont différenciées en *testicules* ; les trois autres se rapportent à l'organe femelle, mais elles sont d'inégale valeur : une seule, en effet, constitue l'*ovaire* véritable, les deux autres produisent des cellules utilisées seulement pour la nutrition des œufs, et sont nommées *glandes vitellogènes*.

APPAREIL GÉNITAL MALE

(Fig. 18, 24, 25 et 26.)

Testicules. — Ils ne sont point disposés symétriquement. Le testicule gauche chevauche sur le droit et passe en avant (*T.T'*). Chacun d'eux est irrégulièrement ovoïde, a des contours plus ou moins mammelonnés. Par transparence, sur l'animal frais, ils se distinguent comme deux taches opaques volumineuses, dans la région qui unit le tiers antérieur au tiers moyen du corps.

Ils sont entourés d'une mince membrane anhiste autour de laquelle le conjonctif réticulé du corps est un peu plus serré. A l'intérieur de cette membrane, sous l'influence de l'eau ou des agents fixateurs, le testicule apparaît légèrement contracté.

Chez un adulte, on peut observer diverses phases du développement des cellules génitales (fig. 24).

1° Les éléments les plus jeunes sont relativement volumineux (10 μ de diamètre environ), et possèdent un gros noyau. Ils sont d'ailleurs assez semblables aux ovules jeunes, ou aux cellules vitellogènes : ce sont les *spermatoblastes* (*spb*).

2° Des divisions successives transforment ces cellules en d'autres plus petites; on les voit groupées en sortes de rosettes, comme les bractées d'un capitule floral. Parfois les limites cellulaires sont indistinctes, et ces *spermatogonies* constituent une sorte de syncitium (*spg*).

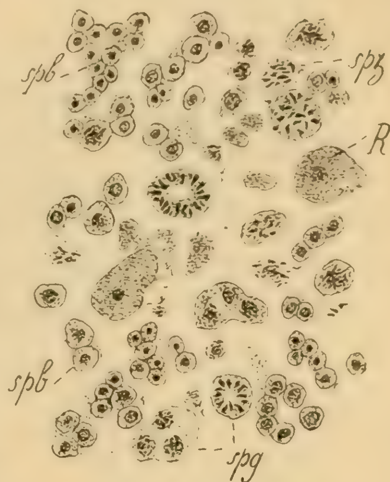


Fig. 24. — Fragment de testicule montrant les produits génitaux en voie de maturation ; on voit également des masses de rebut (*R*) ne participant pas à l'évolution génitale.

3° A un stade ultérieur, les noyaux des spermatogonies se résolvent en *spermatozoïdes* dont la disposition rappelle d'abord la répartition des cellules dont ils proviennent (*spz*). Mais bientôt ils s'entremêlent, et, leur commune membrane étant rompue, ils sont mis en liberté dans les intervalles des autres cellules génitales. Il n'existe pas toutefois, à notre connaissance, de véritables canalicules intertesticulaires, à parois propres. Les spermatozoïdes sont mis en liberté dans la poche membraneuse d'où part le canal déférent proprement dit.

Canaux déférents. — Les deux canaux déférents sont très étroits (10 μ), et sont d'inégale longueur par suite de la disposition relative des testicules (*c.déf*). Ils partent parallèlement aux cæcums digestifs, contournent la ventouse ventrale et se réunissent immédiatement en avant d'elle (fig. 1 et 25). Cette dernière semble repousser en avant le canal gauche et le force à faire un coude à droite et en arrière. Après la jonction des deux canaux, le canal unique continue la direction oblique du canal de droite, pendant 50 μ environ ; un dernier coude à angle droit le ramène vis-à-vis du *sac séminal*, à 20 ou 30 μ plus en avant. — Les parois des canaux

déférents sont membraneux, anhistes, sans cils vibratiles : les spermatozoïdes ne peuvent y progresser que par leurs mouvements propres.

Sac séminal (*s.sém*). — Situé immédiatement en avant de la ventouse ventrale, ce sac, de forme ovoïde, atteint 0mm,30 en longueur et 0mm,15 en largeur (fig. 26) ; sa paroi est lamelleuse, quelque peu épaissie, et l'on y distingue des noyaux aplatis assez régulièrement disposés.

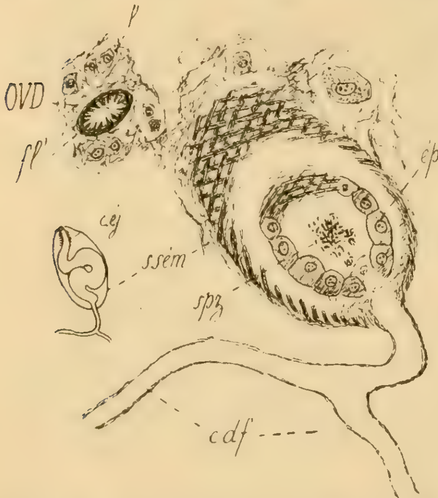


Fig. 25. — Point de jonction des canaux déférents, *c.déf* (en avant de la ventouse ventrale) ; leur fusion en un canal séminal (*c.sém*) dont l'épithélium (*ép*) est, en cet endroit, formé de cellules volumineuses.

Autour du sac séminal, le conjonctif forme une zone granuleuse non réticulée, assez homogène, contenant quelques petites cellules (la même disposition existe autour de l'oviducte).

A l'intérieur du sac chemine, en se contournant, le *canal séminal* (*c.sém*), suite du canal déférent. En suivant son trajet, on peut lui décrire trois anses successives : 1° une anse semi-circulaire, à convexité gauche ; 2° une anse à convexité droite ; 3° une troisième en forme d'S. Les deux premières régions, considérablement dilatées par rapport au canal déférent (70 μ), sont bordées d'un épithélium à grosses cellules cubiques qui, glandulaires, sécrètent un liquide diluant la masse des spermatozoïdes. Cela se voit bien sur les coupes fixées et colorées. La troisième région est revêtue d'une musculature assez puissante, formée de deux assises : une circulaire interne, une longitudinale périphérique (fig. 26, *m*, *m'*). C'est cette portion que l'on appelle *pénis*, sans que l'on sache si l'accouplement des individus se produit réellement chez les Distomiens. Quoi qu'il en soit, on peut appeler *canal éjaculateur* cette dernière partie du canal séminal (fig. 15, 25 et 26, *c.éj*).

Dans la région terminale du canal éjaculateur, son épithélium interne prend une structure très fine, et présente, tournées vers la lumière du canal, des flammèches striées (*fl*) qui ressemblent assez à des cils vibratiles. — [On peut observer sur l'oviducte une disposition semblable (fig. 25 et 33, *fl'*) ; mais nous ne pouvons affirmer que ce soient réellement des éléments vibratiles.]

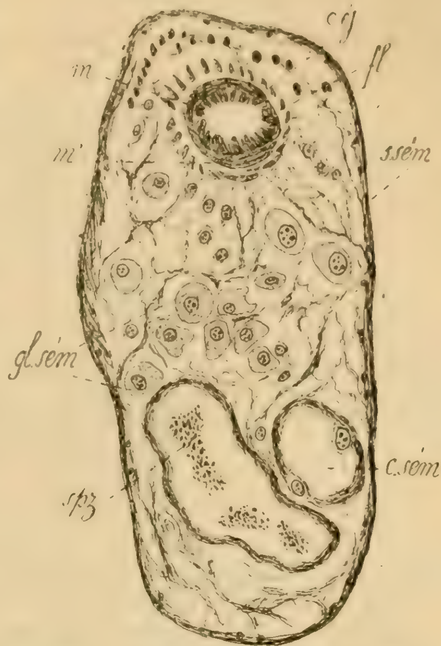


Fig. 26. — Coupe parallèle à la précédente, passant par le plan moyen du sac séminal (*s.sém*). Elle rencontre la suite du canal séminal (*c.sém*) qui ne reste pas dans le même plan, se contourne comme il est indiqué par le petit schéma placé à gauche de la figure 25, et se continue en un canal éjaculateur (*c.éj*). On remarquera les muscles qui entourent le canal à son épithélium *fl* semblable à celui de l'oviducte terminal (fig. 33), et enfin les cellules glandulaires volumineuses (*gl.sém*) du sac séminal.

L'intérieur du sac séminal contient un tissu conjonctif et glandulaire absolument spécial. Indépendamment des cellules conjonctives disséminées dans le feutrage réticulé ordinaire, il existe de grosses cellules, les plus grosses que l'on trouve chez le *D. lanceolatum* : elles atteignent 15 à 20 μ. Leur protoplasme est vacuolaire ; leur noyau, volumineux, montre les éléments de chromatine très distincts. Ces *cellules glandulaires* accessoires abondent dans la région moyenne du sac séminal (fig. 26, *gl. sém*). A la partie antérieure, elles sont remplacées par les cellules conjonctives ordinaires, plus petites, qui entourent le canal éjaculateur.

APPAREIL GÉNITAL FEMELLE

(Fig. 1 et 27 à 33.)

Il se compose d'un *ovaire* (*o*), de deux *glandes vitellogènes* (*vg*), d'une *poche copulatrice* (*pc*), d'un *ootype* (*oo*) entouré

par une *glande coquillère* (*gl. c*), et enfin de canaux ou conduits où nous distinguerons :

1° Un *canal ovulaire* (*c, ov*), partant de l'ovaire.

2° Un canal de la poche copulatrice, ou *canal copulateur*, partant de ladite poche.

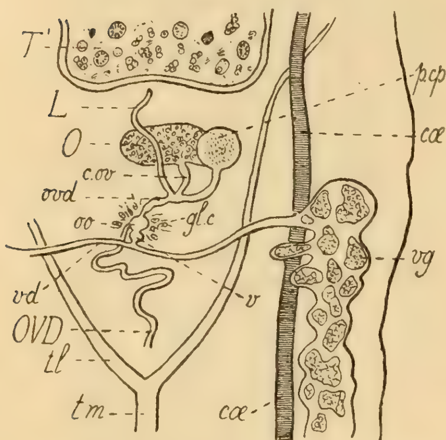


Fig. 27. — Coupe un peu schématisée de la région de l'ovaire (en réalité, l'ootype *oo* est ventral par rapport au point de jonction des vitelloductes *vd*; Voy. fig. 28).

3° Un *canal vaginal*, ou de Laurer (L), lequel, ouvert dorsalement un peu en arrière des testicules, se dirige en arrière vers les deux canaux précédents.

Ces trois canaux se réunissent au même point, sorte de *carrefour génital*.

4° Le canal *oviducte initial*, né de leur confluence, qui aboutit à l'ootype (*o. v. d.*).

5° L'*oviducte* proprement dit (OVD) qui repart de l'ootype, se dirige, par de nombreuses circonvolutions, d'abord vers la partie terminale du corps de l'animal, puis en avant ; il dépasse alors la région moyenne où il a pris naissance et va jusque dans la région antérieure, au niveau du sac séminal à côté duquel il s'ouvre.

6° Les canaux *vitelloductes* (*vd*) débouchant dans l'ootype.

Remarque. — L'oviducte initial est dans le prolongement du canal copulateur, et non du canal ovulaire. On peut dire que le canal ovulaire se jette dans le canal copulateur vis-à-vis du canal de Laurer.

Un peu de physiologie éclairera cette anatomie.

Les spermatozoïdes pénètrent par le canal vaginal, ou de Laurer ; arrivés au carrefour, ils remontent dans la poche copulatrice par le canal correspondant.

Les ovules passent de l'ovaire dans le canal ovulaire assez court qui les conduit au carrefour ; là seulement ils sont fécondés (ce ne peut être qu'en ce point, le seul qui

soit commun aux trajets des gamètes mâles et femelles). Une fois fécondés, les œufs s'engagent dans l'oviducte primitif, par un changement de direction à angle droit, et gagnent

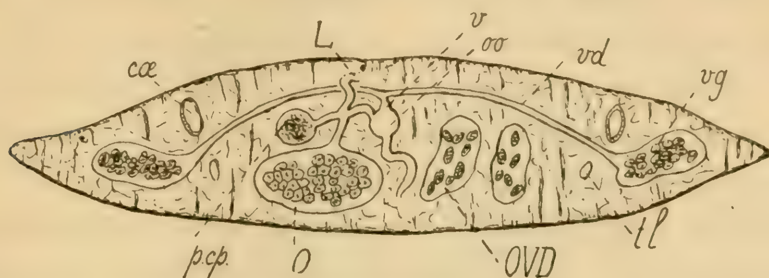


Fig. 28. — Schéma montrant les rapports dans le sens dorso-ventral des principales parties de l'appareil génital femelle, que l'on suppose intéressés par une même coupe transversale [en réalité, le canal de Laurer (L) s'ouvre en un point antérieur par rapport aux autres organes figurés].

l'ootype. Ils acquerreront là leurs réserves de vitellus et leur coquille. Dans l'oviducte ils commenceront leur développement embryonnaire, et ils y séjourneront assez longtemps ; aussi ce conduit est-il souvent appelé *utérus*.

Ovaire et canal ovulaire. — L'ovaire apparaît, au simple examen par transparence, comme une masse grise, située en arrière des testicules, un peu plus petite que chacun d'eux (100 μ sur 200 μ environ). Il est entouré d'une membrane anhiste qui se continue directement par la paroi du canal ovulaire. Autour de l'ovaire, le conjonctif forme, près de l'origine du canal, un revêtement granuleux, peut-être glandulaire.



Fig. 29. — Fragment d'ovaire, qu'entoure une membrane anhiste (*a*). On voit des ovules à divers degrés de maturation.

A l'intérieur de l'organe, on voit des ovules à divers stades de leur maturation ; les plus jeunes ont de petits noyaux à chromatine dense ; dans la suite leur volume s'accroît, et la structure chromatique devient très apparente (fig. 29).

Poche copulatrice et son canal. — Située dorsalement

par rapport à l'ovaire, plus petite que lui, elle s'en distingue le plus souvent sans préparation spéciale. Ses dimensions (70 ou 80 μ) sont plus petites que celles de l'ovaire lui-même avec lequel elle n'a, malgré sa proximité, aucune communication directe : son canal long de 40 à 50 μ, aboutit au carrefour commun ci-dessus mentionné. Les coupes colorées la montrent, ainsi que son canal, remplie d'un amas compact de spermatozoïdes (fig. 30, *p. cp*).

Canal de Laurer. — C'est lui qui sert d'entrée aux éléments mâles. Il s'ouvre sur la face dorsale, presque au niveau du bord postérieur du second testicule, et, après un trajet sinueux de 100 ou 150 μ, il vient déboucher au carrefour génital; tel est le chemin suivi par les spermatozoïdes. Il est curieux qu'arrivés à ce carrefour, ils ne s'engagent pas dans le canal ovulaire, ouvert directement en face, mais bien dans le canal de la poche copulatrice, qui fait un angle droit avec le canal vaginal : c'est de la poche copulatrice, véritable réservoir de sperme, qu'ils reviendront pour féconder les œufs au passage. Le carrefour génital est le point où se fait réellement la copulation des éléments reproducteurs.

Oviducte primitif (fig. 30). — Du carrefour génital à l'ootype, il mesure 150 ou 200 μ (*ovd*) ; sur tout son trajet, sa membrane anhiste et excessivement mince est peu visible. Les œufs fécondés que l'on peut y rencontrer gardent encore leur aspect ovulaire, car ils n'ont ni vitellus ni coquille.

Ootype et glande coquillère. — L'ootype est comme le moule où l'œuf prend forme ; ses cellules bordantes, cubiques, sont évidemment glandulaires ; sensiblement sphérique, l'ootype atteint 30 à 35 μ comme dimensions extérieures (fig. 27, 28 et 30, *oo*).

Autour de l'ootype s'étend une région d'aspect absolument spécial (fig. 30, *gl.c*). Les mailles conjonctives prennent une disposition radiée ; entre elles, on rencontre de volumineuses cellules (20 à 30 μ), à gros noyaux, et qui

constituent une sorte de glande diffuse convergeant vers l'ootype ; d'autres cellules conjonctives plus petites sont intercalées : l'ensemble représente une glande coquillère.

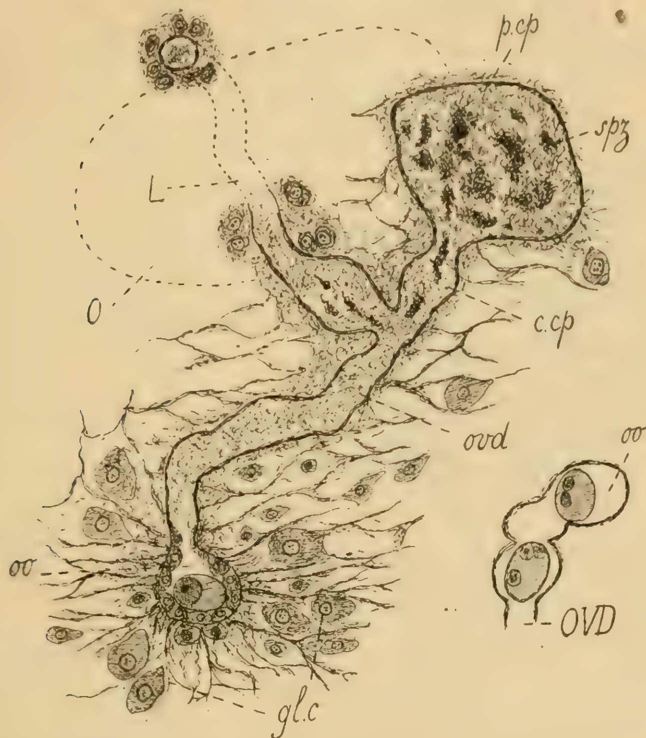


Fig. 30. — Coupe frontale rencontrant la poche copulatrice (*p.cp*) et son canal, mais non l'ovaire ni le canal ovulaire, situés plus ventralement (l'ovaire *O* est indiqué en pointillé) : *L*, canal de Laurer, dont la région antérieure, qui va s'ouvrir dorsalement est figurée par un pointillé dans un plan différent. On remarque dans l'ootype *oo* un œuf en voie de formation; cet organe est entouré par la glande coquillère. Les œufs quittant l'ootype s'engagent dans l'oviducte proprement dit *OVD*.

L'ootype présente trois orifices : un latéral, qui sert d'entrée aux œufs; un ventral, de sortie; un troisième dorsal où confluent les vitelloductes (fig. 28, *v*).

Glandes vitellogènes et vitelloductes. — Les glandes vitellogènes (*vg*) s'étendent longitudinalement en dehors du cæcum digestif correspondant, sur une longueur de $0^{mm},7$ environ. Leur disposition peut varier dans une certaine mesure, ainsi que l'indiquent les figures 18, 19 et 20. Sans préparation spéciale, leur coloration d'un gris bleuâtre et cendré les fait facilement reconnaître, ainsi que leur disposition en grappes; ce sont plutôt de

petites masses, parfois isolées les unes des autres. Sur des coupes très fines et bien colorées, on constate que ces amas vitellins sont formés par des cellules assez semblables aux ovules, mais dont le noyau est réduit, et dont le protoplasme opaque, coloré fortement en brun par l'hémalun et l'éosine, montre une modification chimique probablement due à une dégénérescence (fig. 31). Ces cellules sont groupées par amas ; l'ensemble de ces amas constitue une glande vitellogène, qu'entoure une membrane (fig. 27). — Au niveau qui correspond à celui de l'ootype, cette membrane se prolonge en un vitelloducte étroit que l'on voit jusqu'à sa réunion avec celui de l'autre côté, puis jusqu'à l'ootype, où leur confluent aboutit dorsalement (fig. 27 et 28, *vd*).

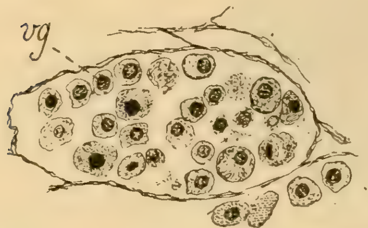


Fig. 31. — Fragment de glande vitellogène dont la structure cellulaire est assez semblable à celle de l'ovaire.

A l'examen direct, les vitelloductes échappent le plus souvent, sauf quand leur contenu gris jalonne leur trajet ; mais leur membrane anhiste étant fort mince, les coupes sériées peuvent seules bien élucider leurs rapports.

Oviducte ou utérus (OVD). — L'oviducte a, nous l'avons déjà dit, un trajet long et sinueux ; au retour de la région postérieure, il passe au-dessus de l'ovaire, puis dans la dépression intertesticulaire ; enfin, contournant la ventouse ventrale, il s'ouvre à côté de l'orifice mâle (fig. 1, 18, 32).

Pendant tout son parcours, l'oviducte *semble* présenter de très nombreux cæcums ; mais cet aspect est illusoire : il suffit, par une légère pression, de dissocier un peu une préparation de Douve colorée au bleu de méthylène et au Licht-grün ; les pseudo-cæcums se résolvent alors en lacets, chacun d'eux ayant une voie d'aller et une de retour (fig. 32). C'est l'énorme accumulation des œufs qui dissimule généralement cet aspect. La disposition de ces diverticules sinueux varie suivant l'âge de l'animal étudié, et, aussi bien, d'un exemplaire à un autre. En les étudiant, on comprend

comment ils se sont formés : c'est la masse des œufs qui, augmentant progressivement, force l'oviducte à s'allonger. Celui-ci, pour trouver de la place, esquisse aux endroits de moindre résistance des sortes de hernies dont la dimension augmente, jusqu'à former les anses doubles simulant les cæcums. Celles-ci, à leur tour, en produiront d'autres latéralement.

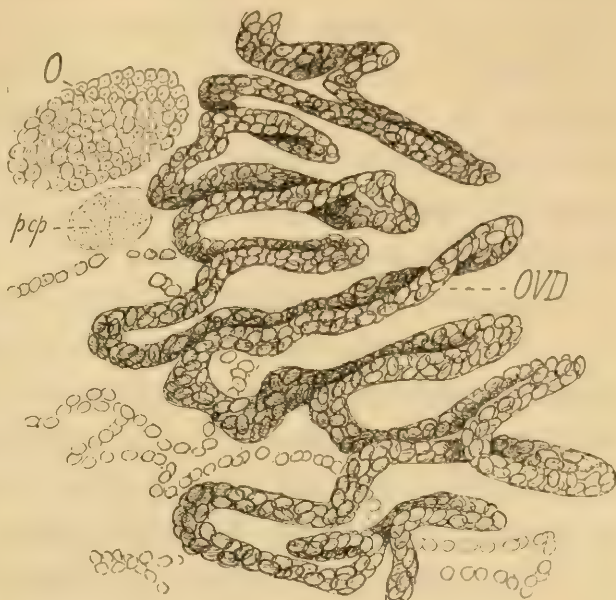


Fig. 32. — Oviducte de la région moyenne du corps ; il est facile de suivre les lacets de cet organe, et aussi, par l'inégale coloration des œufs, de reconnaître s'ils se dirigent vers l'arrière du corps (œufs clairs), ou vers la région antérieure (œufs foncés).

Il est assez difficile de suivre toutes les sinuosités d'un pareil oviducte : cela manquerait aussi d'intérêt. Parfois on ne peut dire si l'on a affaire, pour les œufs, à une voie d'aller (vers la région postérieure), ou à une voie de retour. Cependant la différence de coloration des œufs suivant leur âge dans l'oviducte permet, dans bien des cas, de trancher la question (fig. 1 et 32).



Fig. 33. — Coupe transversale, rencontrant l'oviducte dans sa région terminale. Il est entouré de conjonctif et de leucocytes. Son épithélium interne présente une position particulière (*fl'*).

Dans sa région terminale, le long du sac séminal et jusqu'à son orifice externe, l'oviducte possède une paroi plus épaisse autour de laquelle se groupent des cellules conjonctives (fig. 25 et 33, *c.cj*). La

lumière est bordée de flammèches éosinophiles (*fl'*), ressemblant à des cils vibratiles, comme celles que nous avons vues dans le canal éjaculateur.

Œufs. — C'est dans l'ootype que l'œuf fécondé est achevé et prend son aspect définitif. A la cellule-œuf sont adjointes des cellules vitellines, et le tout est enfermé dans une coquille ovoïde, moulant exactement la cavité de l'organe qui la produit.

Dans cette coque primitivement transparente apparaissent de fins granules pigmentaires (fig. 11 et 34, *ov*), dont le nombre augmente et communique à l'œuf une coloration de plus en plus brune, et une opacité croissante. L'aspect comparé des œufs fait donc de juger de leurs âges respectifs, et permet, par suite, de reconnaître si telle sinuosité de l'oviducte est plus ou moins éloignée de l'ootype ou de l'orifice terminal (fig. 1 et 32). A la partie postérieure du corps, tous les œufs sont essentiellement du même âge, et la coloration est plus uniforme ; plus en avant, au contraire, et jusqu'à l'orifice de ponte, l'oviducte ne contient que les œufs fortement brunis ou même absolument opaques.



Fig. 34. — Œufs a divers degrés de développement ; chez plusieurs, on voit la forme arquée de l'embryon ; l'un d'eux (*ov*) commence à présenter des points pigmentés dans l'épaisseur de sa coquille.

Des coupes fines montrent la structure interne de l'œuf (fig. 34). Dès le début, le contenu de la coquille est pluricellulaire, par suite de l'adjonction des cellules vitellines à la cellule-œuf : il est généralement facile de distinguer cette dernière, dont le volume est plus considérable. Bientôt, le nombre des cellules augmente ; en même temps, elles deviennent très semblables entre elles. A moins de supposer, ce qui n'est point vraisemblable, que les cellules vitellines rentrent telles quelles dans la constitution du corps de l'embryon, et qu'elles s'y divisent, il faut admettre qu'elles ont disparu pour nourrir l'œuf véritable en voie de segmentation.

Comment se fait cette disparition? Les cellules qui constituent l'œuf sont toujours polyédriques. Il ne peut donc y avoir de phagocytose, c'est-à-dire d'englobement des cellules vitellines par la cellule-œuf. Il faut donc bien que ce phénomène de digestion s'accomplisse par une action extracellulaire de ferments sécrétés par l'œuf; ainsi est rendue soluble et assimilable la substance des cellules vitellines; celles-ci sont peu à peu résorbées par osmose. Ce phénomène est celui que l'un de nous a décrit, dans la métamorphose des Insectes, sous le nom de *lyocytose* (1).

Lorsque le primitif embryon se compose de dix à douze cellules, il a la forme d'une lame incurvée qui s'adosse exactement contre une partie de la paroi; par transparence il a plus ou moins l'aspect d'un arc (fig. 34), et garde la même apparence jusqu'à ce que l'œuf soit expulsé au dehors.

Remarques. — L'appareil génital de la Douve lancéolée diffère très notablement de celui qui est décrit et figuré par Sommer et par C. Vogt chez la grande Douve (*D. hepaticum*). Sans insister sur la disposition absolument différente des testicules, si ramifiés chez la Grande Douve, à l'exemple de l'ovaire, des glandes vitellogènes (et aussi des cæcums digestifs), nous noterons les points suivants :

1° C. Vogt ne signale point l'existence d'une poche copulatrice.

2° D'après le dessin de Sommer, le canal de Laurer serait extrêmement exigu, cet auteur ne le considère pas comme pouvant servir à la fécondation, ou tout au moins à la copulation ; il est pourtant invraisemblable, et on peut ajouter impossible, que la fécondation ait lieu par l'orifice de ponte où débouchent des œufs ayant fait un si long trajet dans l'oviducte; enfin, chez *Distomum hepaticum*, le canal de Laurer est, ainsi que la poche copulatrice, rempli de spermatozoïdes, absents dans tout l'oviducte. Ajoutons encore

(1) J. Anglas, *Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille* (Bull. sc. de la France et de la Belgique, 1900, t. XXXIV).

que, d'après le dessin de Sommer, il semble que le canal de Laurer débouche, non dans l'oviducte, mais dans le conduit qui amène le vitellus à l'œuf jeune.

3° Toujours chez *D. hepaticum*, il n'y aurait pas, à proprement parler, d'ootype ou, tout au moins, il n'en est pas figuré.

4° Au confluent des deux canaux vitellins, une dilatation du conduit forme un large réservoir vitellin, représenté seulement chez *D. lanceolatum*, par une petite ampoule dorsale par rapport à l'ootype (fig. 27 et 28, *v*).

5° Il n'existe pas de cloaque chez *D. lanceolatum*, où les deux orifices, mâle et femelle, sont nettement séparés.

CHAPITRE VI

SYSTÈME NERVEUX

Il présente, dans l'espèce que nous étudions, une disposition compliquée, mais intéressante; on y reconnaît un centre, des nerfs et des terminaisons sensorielles.

Il existe, à la partie postérieure de l'œsophage, un centre nerveux qui forme un véritable *collier cérébroïde* ou *œsophagien* (fig. 35 et 36, *c. cer*) : il est constitué par des cellules de taille remarquable, mais pas très nombreuses; leurs prolongements se continuent très nettement dans les nerfs avoisinants que nous énumérons plus loin, notamment dans les nerfs circumbuccaux, dirigés en avant.

Notons dès maintenant que l'on trouve, autour de chacune des ventouses, un anneau cellulaire sensoriel : nous les nommerons *anneau circumbuccal* (fig. 35 et 36, A. *cb*) et *anneau ventral* (fig. 7, 35 et 37, A.*v*); il existe enfin, au niveau du collier cérébroïde, mais latéralement, des *plaques sous-tégumentaires* sensorielles (fig. 35, 36 et 37, *pl. s.*).

Les nerfs qui, partant du centre cérébroïde, vont se terminer dans ces organes, sont nombreux et nous distinguons :

1° Les nerfs *longitudinaux ventraux* (fig. 35, 36, 37 et 38, *nl*), qui s'étendent jusqu'à la partie postérieure du corps; dans la région antérieure, ils se rapprochent l'un de l'autre.

2° Ils sont réunis alors par une très large *commissure transversale œsophagienne* (fig. 43 et 44, *cm. œs*), située un peu au-dessous et immédiatement en arrière du collier cérébroïde, lequel s'y applique exactement.

Nerfs ventraux et commissure transversale sont uniquement fibrillaires, et aucun élément cellulaire n'y est décélé par la méthode de Golgi.

L'ensemble du collier cérébroïde et de la commissure œsophagienne est le point de départ : en arrière, des nerfs longitudinaux déjà décrits; en avant et sur les côtés, des deux paires de nerfs suivantes.

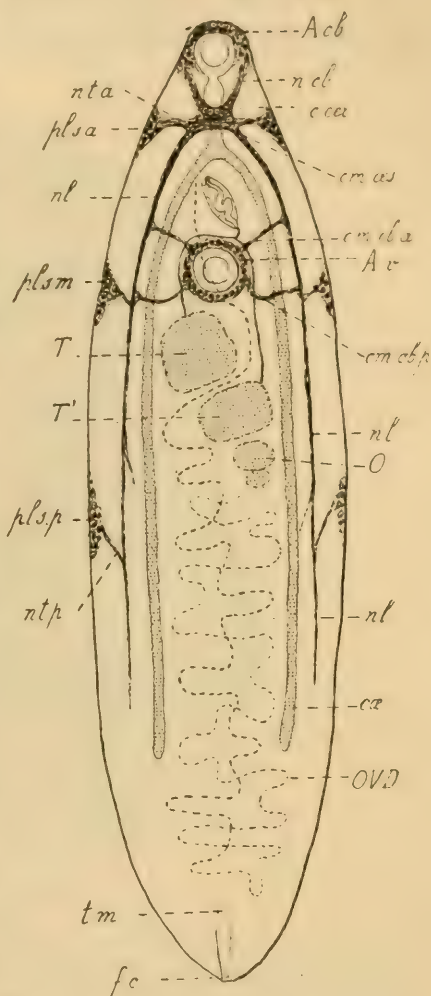


Fig. 35. — Disposition générale du système nerveux; pour les lettres, se reporter à la table commune à toutes les figures.

3° Les nerfs *circumbuccaux* (fig. 35 et 36, *n. cb*), relativement volumineux, qui partent de la commissure œsophagienne et du collier cérébroïde pour se distribuer aux téguments de l'avant, notamment à la partie antérieure de la ventouse buccale. Contrairement à ce qui se passe dans les nerfs précédents, la méthode de Golgi fait découvrir, dans ces nerfs *circumbuccaux*, quelques cellules étoilées, rares et petites (fig. 22 et 23, *c. n*).

Chaque fibre va se distribuer à la base des grosses cellules tégumentaires de l'*anneau circumbuccal* (fig. 36, *A. cb.*), celles-ci prennent fortement l'hémaléine; leur noyau est

relativement assez gros. On les observe très facilement sur des coupes sagittales et pariétales, alternant avec des *cellules de soutien* (fig. 36, *c. s.*).

4° Deux nerfs *tégumentaires antérieurs* (fig. 35 et 36, *n. t. a.*) se détachent également de la commissure transversale œso-

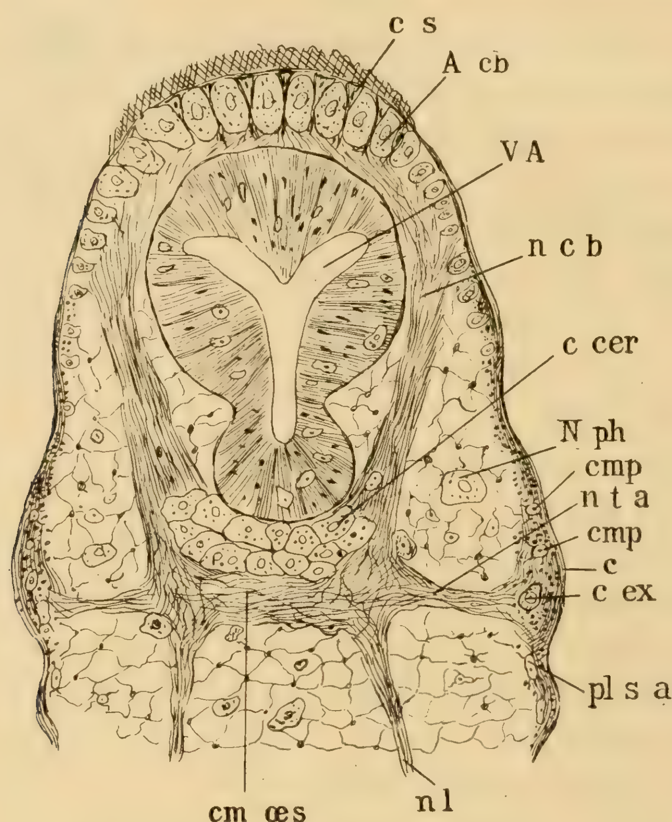


Fig. 36. — Système nerveux, région antérieure. — *c. cer*, collier cérébroïde; *cm. œs*, commissure œsophagienne; *n. cb*, nerf circumbuccal; A.*cb*, cellules de l'anneau circumbuccal; *cs*, cellules de soutien; *n. ta*, nerf segmentaire antérieur; *nl*, commencement du nerf longitudinal.

phagienne. On retrouve ici une disposition analogue à la précédente : les fibres s'étalent en une *plaque sous-tégumentaire antérieure* citée plus haut (*pl. s. a*); mais les cellules sensorielles sont plus rares et moins volumineuses que pour l'anneau circumbuccal. Il existe de plus quelques petits éléments cellulaires ténus et d'aspect étoilé.

En passant à la région de la ventouse ventrale, nous trouvons :

5° La *commissure oblique antérieure* (fig. 35 et 37, *cm.*

ob. a). Elle se compose de deux gros nerfs, l'un droit, l'autre gauche qui, partant de chacun des nerfs longitudinaux, vont au côté correspondant de l'anneau ventral.

6° La *commissure oblique postérieure* (fig. 35 et 37, *cm. ob. p*).

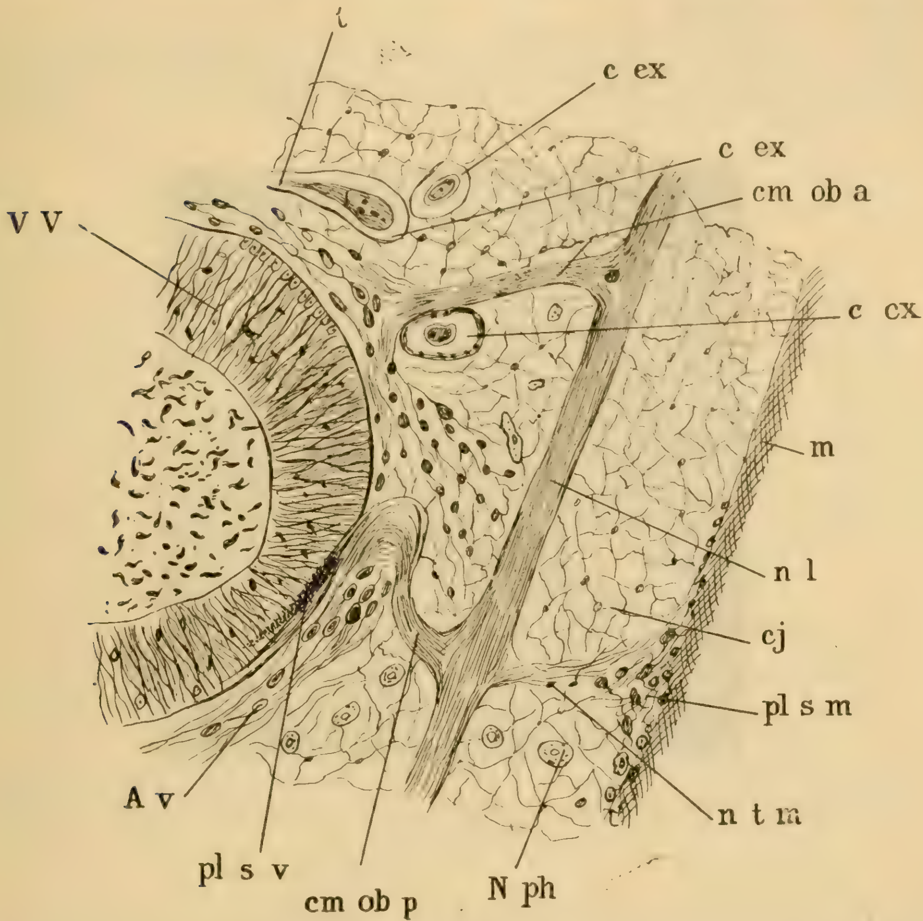


Fig. 37. — Ventouse ventrale (VV) et système nerveux avoisinant : A.*v*, anneau sensoriel ventral; *n. l*, nerf latéral (droit); *cm. ob. a* et *cm. ob. p*, commissures obliques antérieure et postérieure; *nt. m*, nerf tégumentaire moyen; *pl. s. m*, plaque sensorielle moyenne; *pl. s. v*, plaque ventrale; *Nph*, néphrocyte; *c. ex*, cellules excrétrices; du voisinage de l'une d'elles on voit partir un canalicule de l'appareil excréteur (*t'*).

Elle est formée également de deux nerfs considérables, et joue le même rôle que la précédente commissure à la partie postérieure de l'anneau ventral, uni par elle aux nerfs longitudinaux.

Les fibrilles de ces nerfs, au voisinage de la ventouse ventrale, y forment parfois des amas éosinophiles en forme de *plaque sensorielle ventrale* (fig. 37, *pl. s. v*).

7° Des *nerfs tégumentaires moyens* (fig. 35 et 37, *n. t. m*) sont émis par les nerfs longitudinaux au niveau de la commissure oblique postérieure, mais en dehors ils vont aboutir à des cellules tégumentaires formant une *plaque sensorielle moyenne* (*pl. s. m.*).

Si l'on fait en ce point des coupes sagittales, on constate que ces cellules envoient des prolongements en bâtonnet



Fig. 38. — Photographie de la préparation d'après laquelle a été dessinée la figure 37.

jusque dans la cuticule, lui donnant un aspect *frangé* (fig. 2, *f.*).

8° Mentionnons enfin les *nerfs tégumentaires postérieurs* (*n. t. p.*), qui se détachent également des nerfs ventraux ; ils sont d'ailleurs peu développés, mais ils aboutissent à de belles *plaques sensorielles postérieures* (fig. 37 et 43, *pl. s. p*).

Remarques. — 1° Sur une coupe frontale, pratiquée au niveau des nerfs tégumentaires antérieurs ou postérieurs, les téguments présentent un aspect spécial dû à des cellules étoilées, multipolaires, qui forment à ce niveau une sorte de feutrage ; fait curieux, elles possèdent parfois plusieurs noyaux (fig. 36 et 38, *c. mp; n. n'*).

2° Entre la ventouse buccale et le sac séminal, un peu latéralement à celui-ci, c'est-à-dire entre les nerfs tégumentaires antérieurs et les nerfs circumbuccaux, le tissu conjonctif semble prolonger en quelque sorte le tissu nerveux lui-même. Il le continue par des éléments cellulaires étoilés et ramifiés, dont les branches longues et grêles, régulièrement incurvées, paraissent en continuité avec les voisines. Le corps de ces *cellules ramifiées* (fig. 12, *c. ram*) est lui-même assez petit, et prend fortement l'éosine, protoplasme et noyau; elles correspondent aux myoblastes décrits par Heinrich Bettendorf.

3° L'excellent travail de H. Bettendorf contient une description détaillée du système nerveux de nombreux Trématodes : celui de *Distomum lanceolatum* n'y est pas décrit ; mais nous avons pu constater que dans l'espèce qui nous occupe, les terminaisons nerveuses, notamment celles de l'anneau circumbuccal, sont les mêmes que celles décrites par cet auteur.

4° Dans sa thèse de doctorat (1894, Würtzbourg), sur le système nerveux de *Distomum lanceolatum*, Karl Knoch décrit trois paires de nerfs longitudinaux (*Längsnerven*). — D'après cet auteur il existerait : 1° les *nerfs ventraux* (*Bauchnerven*) ; 2° les *nerfs latéraux* (*Seitennerven*) ; 3° les *nerfs dorsaux* (*Rückennerven*).

Nous avons retrouvé les nerfs longitudinaux ventraux, mais nous n'avons pas vu la commissure transversale décrite par Knoch en avant de la ventouse ventrale et reproduite dans la figure 2 de sa thèse.

Quant aux nerfs latéraux, nous n'en avons trouvé d'équivalent que dans les prolongements des plaques sensorielles ; celles-ci, très allongées, se relient latéralement les unes aux autres ; mais ces prolongements contenant des éléments cellulaires, le terme de nerf latéral ne nous paraît pas absolument approprié.

De plus, les quatre nerfs innervant la ventouse ventrale *ne proviennent pas*, *comme l'indiquerait la même figure*, *des nerfs*

latéraux, mais bien des nerfs longitudinaux ventraux. Ces quatre nerfs sont aussi gros que les nerfs ventraux dont ils proviennent, et ils forment autour de la ventouse ventrale les deux commissures obliques décrites ci-dessus (fig. 37 et 38).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Voici, résumées, les principales conclusions de ce travail :

1° Sous la cuticule, on trouve, en certains points, des cellules glandulaires isolées, et, en d'autres, des bâtonnets tactiles en rapport avec des plaques sensorielles, ou encore, de petites écailles ventrales faisant légèrement saillie.

2° Entre les mailles du parenchyme, on rencontre des éléments cellulaires très divers (cellules conjonctives fixes, leucocytes migrateurs, cellules excrétrices), et des cellules ramifiées, peut-être contractiles (?), en rapport avec le système nerveux central.

3° L'appareil digestif présente d'intéressantes différenciations histologiques ; il n'y a pas de glande spéciale, mais la fonction sécrétrice est remplie par une sorte de glande diffuse periœsophagienne et par les cellules mêmes de la paroi.

4° La digestion, dans les deux cæcums, ne se fait pas nécessairement d'une manière synchrone.

5° L'appareil excréteur n'a pas une disposition rigoureusement fixe. Les terminaisons capillaires sont de deux sortes et peuvent aboutir, soit à une cellule excrétrice, soit à un *pavillon vibratile.* Certaines cellules doivent être considérées comme des néphrocytes et contribuent à la fonction excrétrice.

6° Le canal déférent est entouré, dans le sac séminal, par une glande séminale diffuse. Vers sa partie terminale, il forme un canal éjaculateur entouré d'une puissante musculature ; il présente, à son intérieur, des sortes de cils très éosinophiles.

7° La poche copulatrice est dorsale par rapport à l'ovaire; son canal débouche dans le canal ovulaire vis-à-vis du

canal de Laurer. La pénétration des spermatozoïdes se fait par ce dernier canal. Enfin, la fécondation ne peut s'effectuer qu'au carrefour du canal ovulaire, du canal de Laurer et du canal de la poche copulatrice.

8° L'ootype a exactement la dimension de l'œuf; sa paroi cellulaire est entourée d'une glande coquillière formée de volumineuses cellules, dissociées dans le parenchyme avoisinant.

9° Les vitelloductes débouchent dorsalement dans l'ootype, par un court canal impair, à peine renflé : il n'existe pas ici de réservoir vitellin, comme celui de *D. hepaticum*.

10° L'oviducte ne forme pas de cæcums, mais des doubles lacets plus ou moins étendus et compliqués suivant l'état de son développement.

11° Le système nerveux se compose essentiellement d'un collier cérébroïde et d'une commissure œsophagienne, d'où partent : *a*, en avant, des nerfs circumbuccaux allant à un anneau sensoriel circumbuccal; *b*, en arrière, deux nerfs longitudinaux ventraux qui, par deux systèmes de commissures obliques, sont en rapport avec un anneau sensoriel ventral situé autour de la ventouse ventrale.

12° Le système nerveux comprend, en outre, d'autres nerfs secondaires, en particulier, trois paires de nerfs tégumentaires (antérieurs, moyens, postérieurs), rejoignant autant de plaques sensorielles latérales.

Conclusions : 1° L'appareil génital, dont les détails avaient été insuffisamment ou inexactement décrits, diffère beaucoup de celui de *Dist. hepaticum*.

2° Il en est de même pour le système nerveux, dont les plaques sensorielles, en particulier, n'avaient pas été mentionnées.

3° La présence de pavillons vibratiles dans l'appareil excréteur semble venir à l'appui de la théorie qui rapproche les Trématodes des Vers Annélides.

Paris, novembre 1901.

EXPLICATION DES FIGURES

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES

A. *cb*, anneau circumbuccal.
ar, cellules en araignée.
c, cuticule.
c, *ar*, cellules en araignée.
cæ, cæcums de l'appareil digestif.
c. cer, collier cellulaire cérébroïde.
c. cj, cellules conjonctives.
c. cp, canal copulateur.
c. ex, cellules excrétrices.
c. j, tissu conjonctif réticulé.
cm. œs, commissure œsophagienne.
cm. ob. a, commissure oblique antérieure.
cm. ob. p, commissure oblique postérieure.
c. mp, cellules multipolaires.
c. ov, canal ovulaire.
c. sem, canal séminal.
é, cellules étoilées.
f. c, foramen caudale.
f. m, fibres musculaires.
gl. c, glande coquillère.
gl. sém, cellules glandulaires du sac séminal.
L, canal de Laurer.
l, leucocytes.
m, muscles.
m. dv, muscles dorso-ventraux.
n. cb, nerfs circumbuccaux.
n. l, nerfs longitudinaux ventraux.
n. t. a, nerfs tégumentaires antérieurs.
n. t. m, nerfs tégumentaires moyens.
n. t. p, nerfs tégumentaires postérieurs.
O, ovaire.
œs, œsophage.
oo, ootype.
ovd, oviducte primitif, en amont de l'ootype.
OVD, oviducte proprement dit, depuis l'ootype jusqu'à l'orifice génital.
ph, pharynx.
p. cp, poche copulatrice.
pl. s. a, plaque sensorielle antérieure.
pl. s. m, plaque sensorielle moyenne.
pl. s. p, plaque sensorielle postérieure.
pl. s. v, plaque sensorielle ventrale.
p. vbr, pavillons vibratiles.
spb, spermatoblastes.
spg, spermatogonies.
spz, spermatozoïdes.
T, T', testicules.
t. a, petits troncs antérieurs de l'appareil excréteur.
t. p, petits troncs postérieurs.
t. l, troncs latéraux.
t. m, tronc médian de l'appareil excréteur.
V. A, ventouse antérieure.
v. d, vitelloductes.
vg, glandes vitellogènes.
V. V, ventouse ventrale.

BIBLIOGRAPHIE

1825. Mehlis. *Observationes anatomicæ de Distomate hepatico et lanceolato.* Gœttingen, 1825.

1830. Laurer. *Disquisitiones anatomicæ de Amphistomo conico.*

1847. Blanchard. *Recherches sur l'organisation des Vers.* Ann. Sc. Nat., 3e série, t. VII et VIII.

1861. Beneden (Van). *Mémoire sur les Vers intestinaux.* Paris, 1861.

1862. Leuckart (R.). *Die menschlichen Parasiten*, 2e édit., t. II.

1867. Stieda. *Beiträge zur Anatomie der Plattwürmer. — Anatomie des Dist. hepaticum.* Müllers Archiv, 1867.

1871. — *Ueber die männliche und weibliche Organe bei den Trematoden.* Müllers Archiv, 1871.

1876. Olsson (P.). *Bidrag till Scandinaviens Helminthfauna.* Konigl. Vet. Akad. Handling., Bd XIV, nº 1, 1876, p. 14.

1878. Minot (Ch. S.). *On Distomum crassicole.* Memoirs of the Boston Soc. of nat. history. Boston, 1878.

1881. Lang (A.). I. *Untersuchungen zur vergl. Anatom. u. Histol. des Nervensystems der Plathelminthen.* — II. *Ueber das Nervensystem der Trematoden.* Mittheil. Zool. Stat. Neapel, t. II, 1881.

1882. Macé. *Recherches anatomiques sur la grande Douve du foie.* Thèse Paris, 1882.

1885. Poirier. *Trématodes nouveaux et peu connus.* Bull. Soc. Philom. Paris, 7e série, t. X, 1885, p. 37.

1888. Vogt (C.) et Yung. *Traité d'anatomie comparée.* Reinwald, Paris, t. II, p. 226-248.

1891. Cosmovici (Léon). *Enkystement du Distomum lanceolatum* Mehlis. Le Naturaliste, 13e ann., nº 111, p. 247-248.

1893. Leidy. *Descriptions of two species of Distoma* (*D. horridum, D. simile*). C. R. Acad. Sc., 2e série, vol. I, p. 303, et Proc. Zool. Soc., London, 1893, p. 499.

1893. Monticelli. *Studi sui Trematodi endoparasiti.* Jena, 1893, p. 185-189.

1893. Sonsino. *Nota intorno al Distomum horridum* Leidy *e al Distomum ovocaudatum* Vulpian. Atti. Soc. Tosc. Sc. Nat. Pisa. Procès verb., vol. VIII, p. 215-217.

1894. Stiles, Wardell (Ch.). *The Anatomy of the large American Fluke* (*Fasciola magna and a comparison with other species of the genus Fasciola. S. str.* with a *Bibliography of Fasciola hepatica*), with 51 figures. Journ. Compar. Medic. and Veter. e Arch., vol. XV, 1894, p. 161-282.

1894. Knoch (Karl). *Topographie des Ercretionsapparates und Nervensystems*

von Distomum lanceolatum. Inaug. Dissert. Würtzburg. Druck von Kühl u. Heckrich., 1894 (20 p., 2 fig.; une page de bibliographie).

1894. SCHUBERG (A.). *Demonstration von Distoma lanceolatum (Excretionsapparat)*. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell. Göttingen, p. 88.

1896. LOVER (E. G.). *Distoma hepaticum. Liver Flucke; entire specimen*. Journ. N. N. Micr. Soc., vol. XII, n° 2, Proc., p. 48-49.

1896. PARONA. *Intorno ad alcuni Distomi nuovi o poco noti*. Bull. Mus. Zool. Anat. comp. Genove, n° 50, 1896, p. 3-5.

1897. BELLENDORF. *Heinz. Ueber musculatur und Sinneszellen der Trematoden*. Zool. Jahrbb. Abth. fur Anat. u. Ontog., Bd X, Heft. 3, p. 307-358, Mit. 5 Taf.

1897. BRAUN (MAX). *Ueber Distomum lucipetum* Rud. Zool. Anz., Bd XX, n° 251, p. 2-3.

1897. JANSON (S.). *Distomum pulmonale*. Mittheil. Deutsch. Gesell. f. nat. Wiss., Heft. 59-60.

1897. MÄHLING. *Beiträge zur Kenntniss der Trematoden*. Arch. f. Naturgeschicht., 62 Jahrg. g., Bd I, Heft. 3, p. 243-279.

1898. BLANCHARD. *Les Entozoaires de l'homme en Normandie*. Arch. de Parasitologie, t. I, n° 3, p. 352-353.

1898. JÄGERSKIOLD. *Distoma lingua* Crepl. Bergens Museums Aarborg, 1898, n° 2.

1898. KOWALEWSKI. *Contribution à l'étude de quelques Trématodes*. Bull. Acad. Sciences. Cracovie, févr. 1898.

1898. NASSONOW. *Sur les organes terminaux des cellules excrétrices de M. Hamann chez les Ascaridés (= phagocytes)*. Zool. Anz., Bd XXI, n° 550, p. 48-50.

1898. RAILLET et MAROTAL. *La Douve pancréatique (Dicrocœlium pancreaticum)*. Arch. de Parasitol., t. I, n° 1, p. 30-38.

1899. BRAUN (MAX). *Ueber Distomum cucumerrimum* Rud. Zool. Anz., Bd XXII, n° 602, p. 465-468.

1899. JACOBY-SEVERIN. *Beiträge zur Kenntniss einiger Distomen*. Königsberg. Druck von O. Grisard (30 p., 2 Taf.).

1899. — *Mittheilungen über Dist. heterolecithodes* Braun. Zool. Anzeiger, Bd XXII, n° 582, p. 133-135.

1899. LOOSS (A.). *Weitere Beiträge zur Kenntniss der Trematoden Fauna Ægyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des genus Distomum* Retzius. Mit. 9 Taf., Zool. Jahrbl. Abth. f. System., Bd XII, Heft. 516, p. 521, 777, 784.

1899. LÖHE. *Zur Kenntniss einiger Distomen*. Zool. Anz., Bd XXII, n° 602, p. 465-468.

1900. ASKENAZY (MAX). *Ueber Infection des Menschen mit Distomum felinum*. Centralblatt. f. Bakt. u. Parasit. I Abth., Bd XXVIII, n° 16, p. 491-502.

1900. RAILLET. *Trématodes hépatiques des Oiseaux*. C. R. Soc. Biol. Paris, t. CII, n° 10, p. 239-242.

1900. WESKI (OSK.). *Mittheilung. über Distomum lancea* Dies. Mil. 1, Abbild. Centralblatt. f. Bakter. u. Paras., Bd XXVII, n°s 16-17, p. 579.

1901. VANEY et CONTE. C. R. Ac. Sc., 5 novembre 1900, t. CXXXI, n° 19, p. 758.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

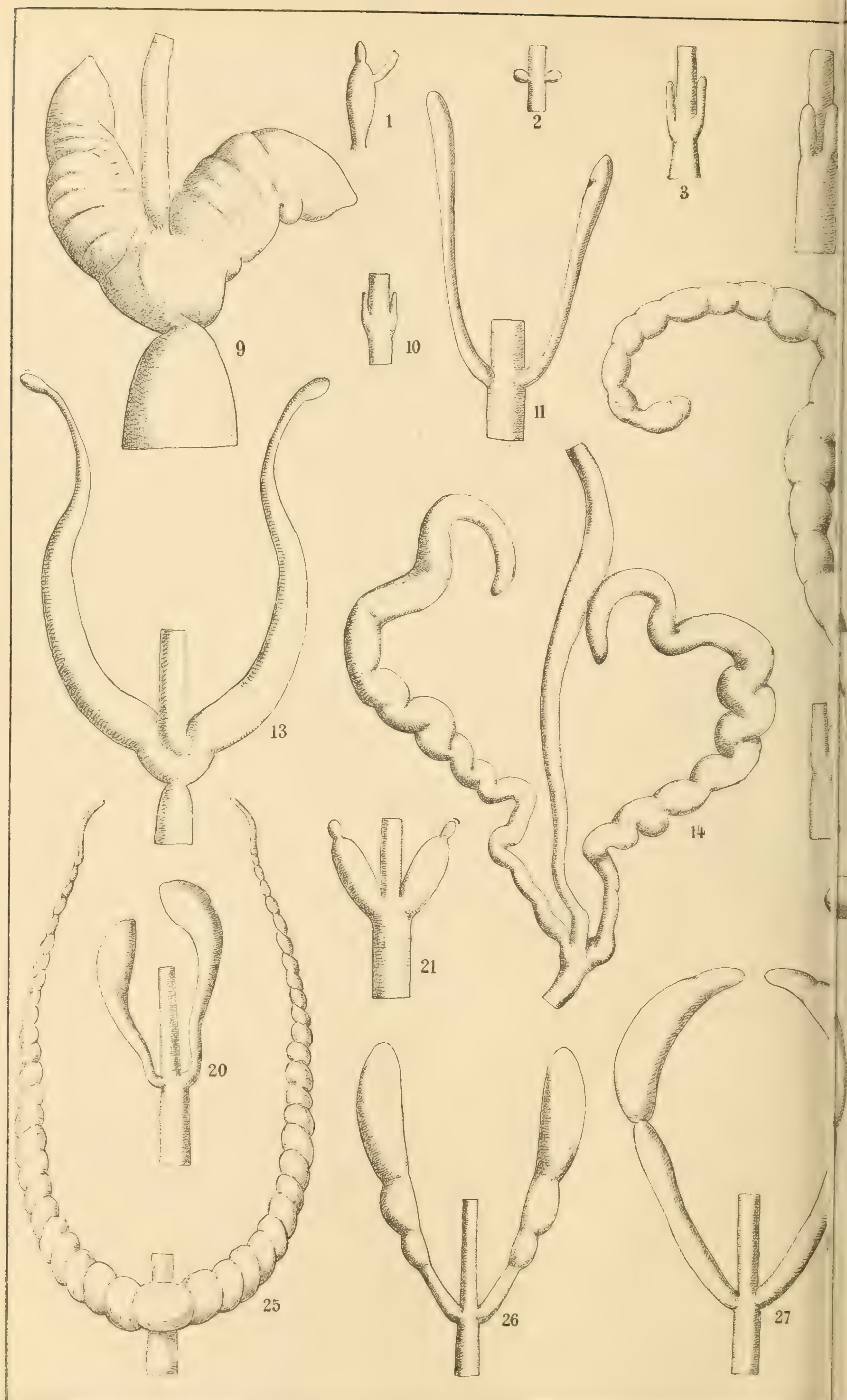
TABLE DES PLANCHES

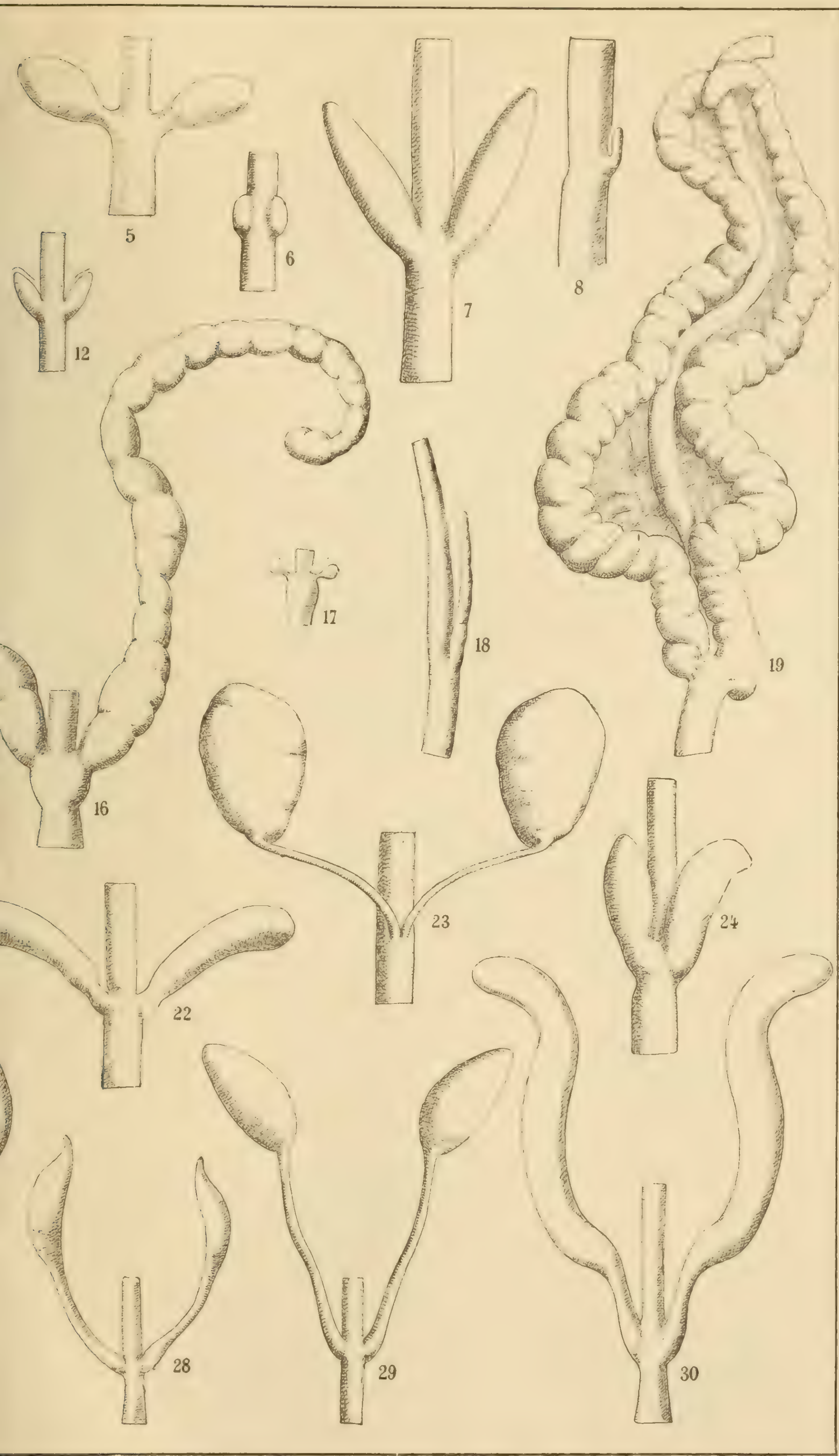
CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

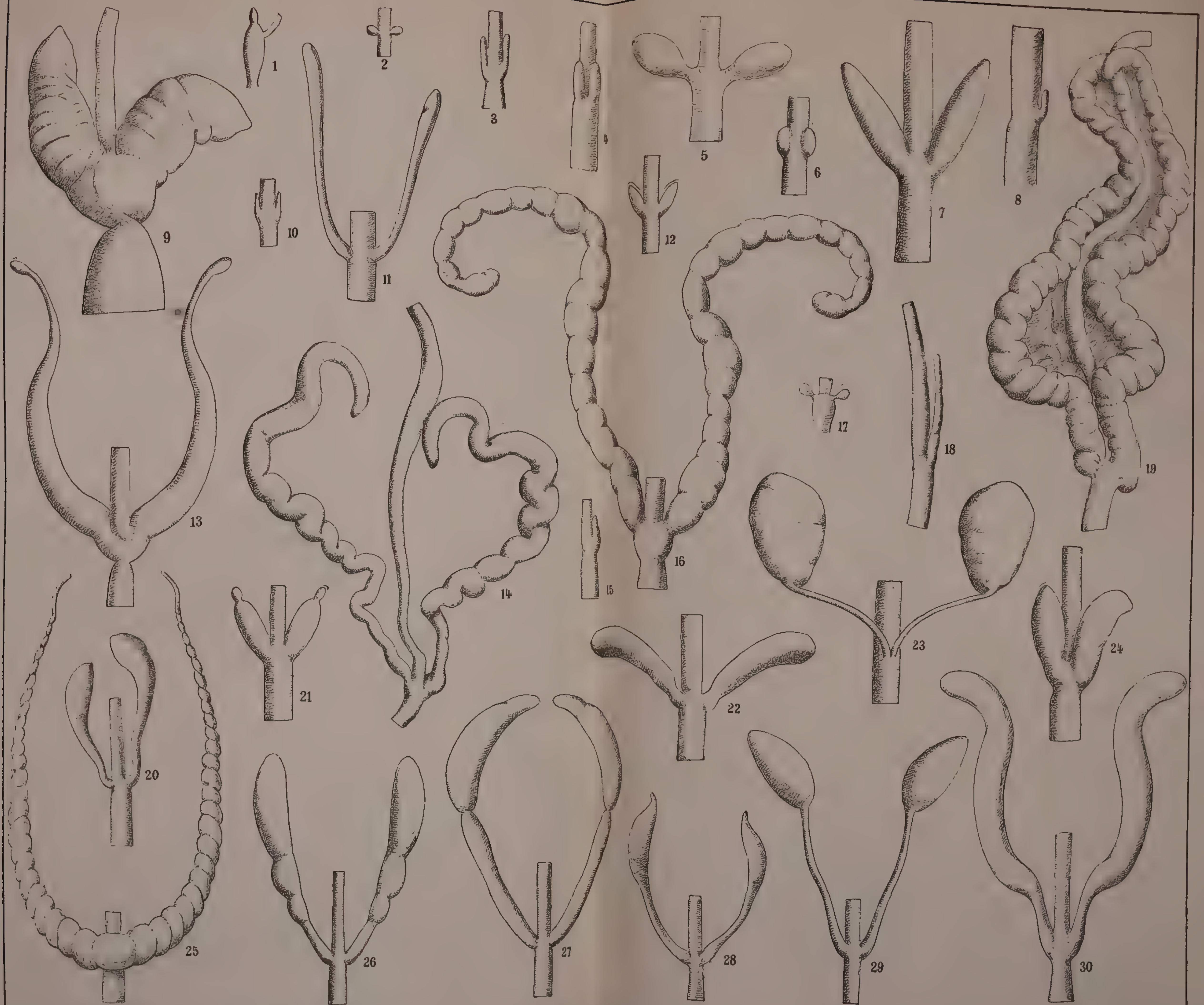
PAR NOMS D'AUTEURS

1402-99. — CORBEIL, Imprimerie ÉD. CRÉTÉ.

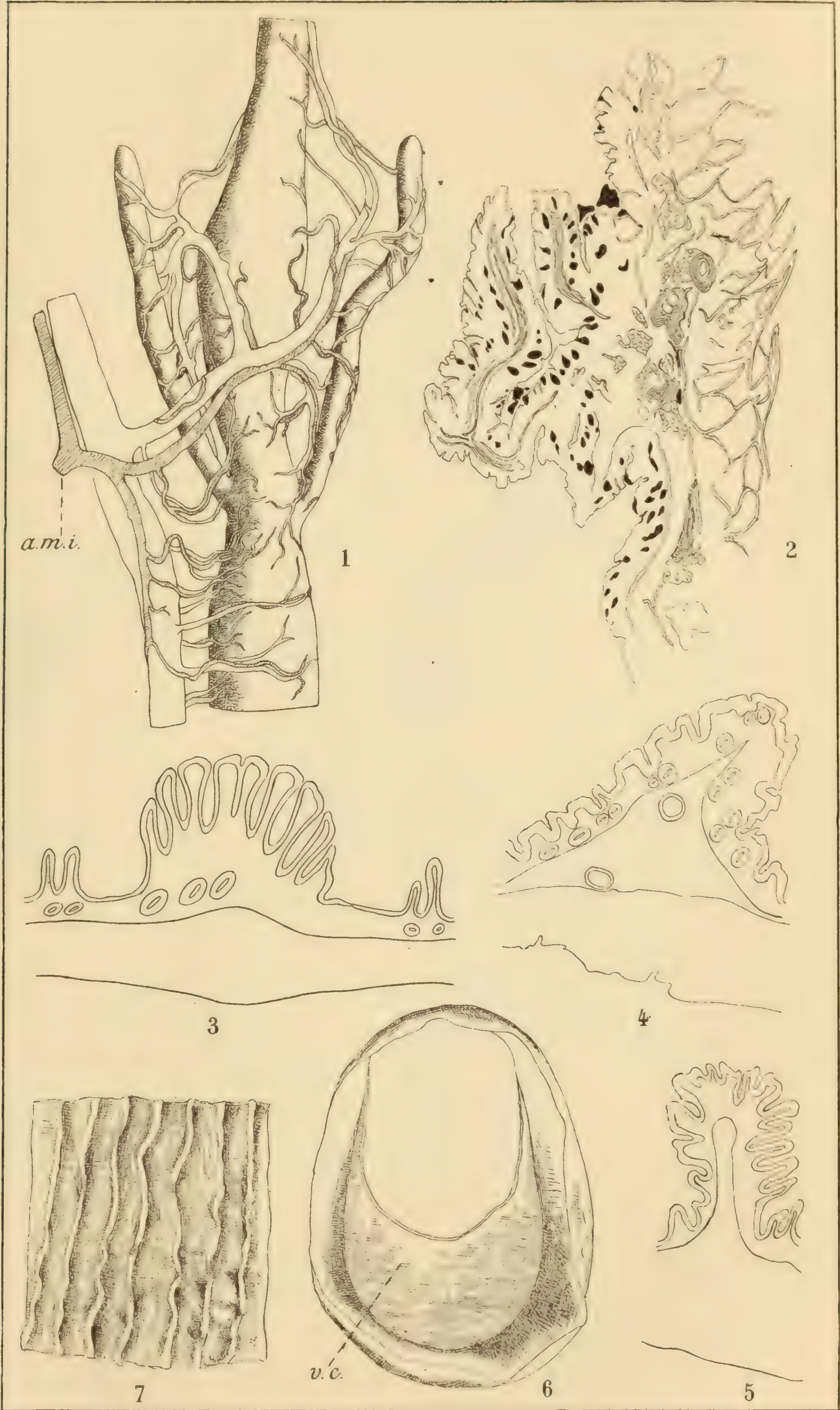

1
2
3
9
10
11
13
14
20
21
25
26
27



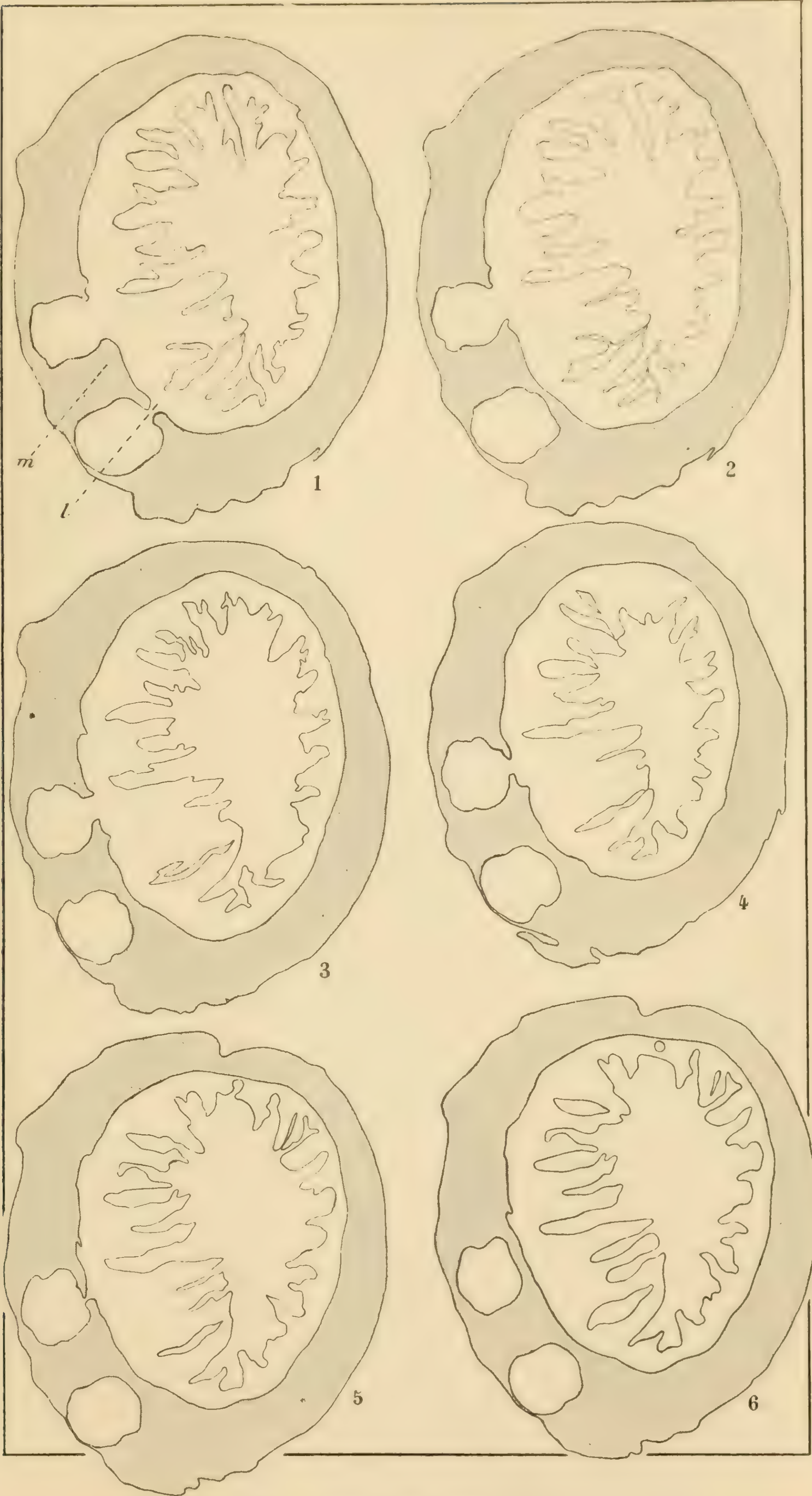
édit.



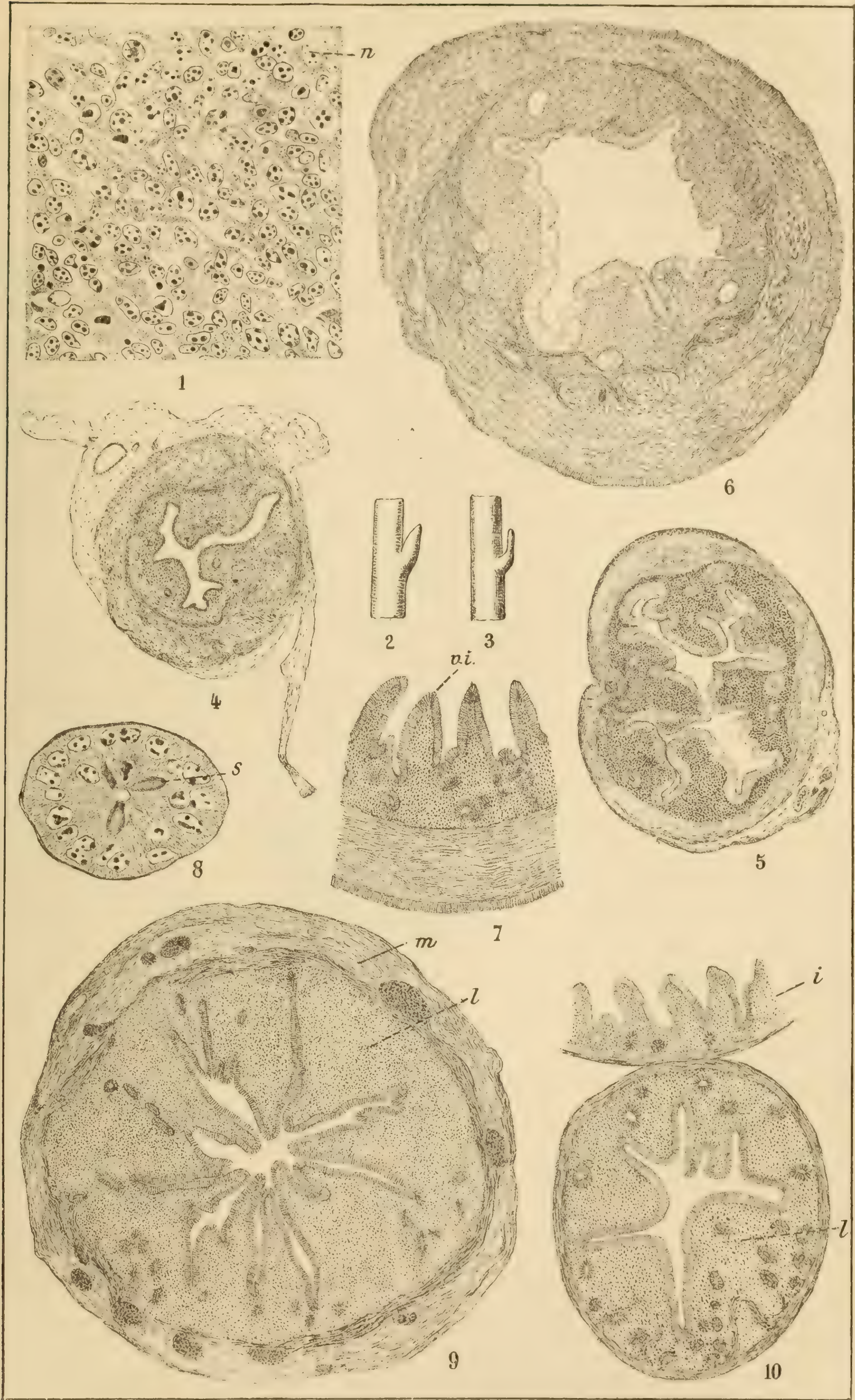
Masson et Cie, édit.



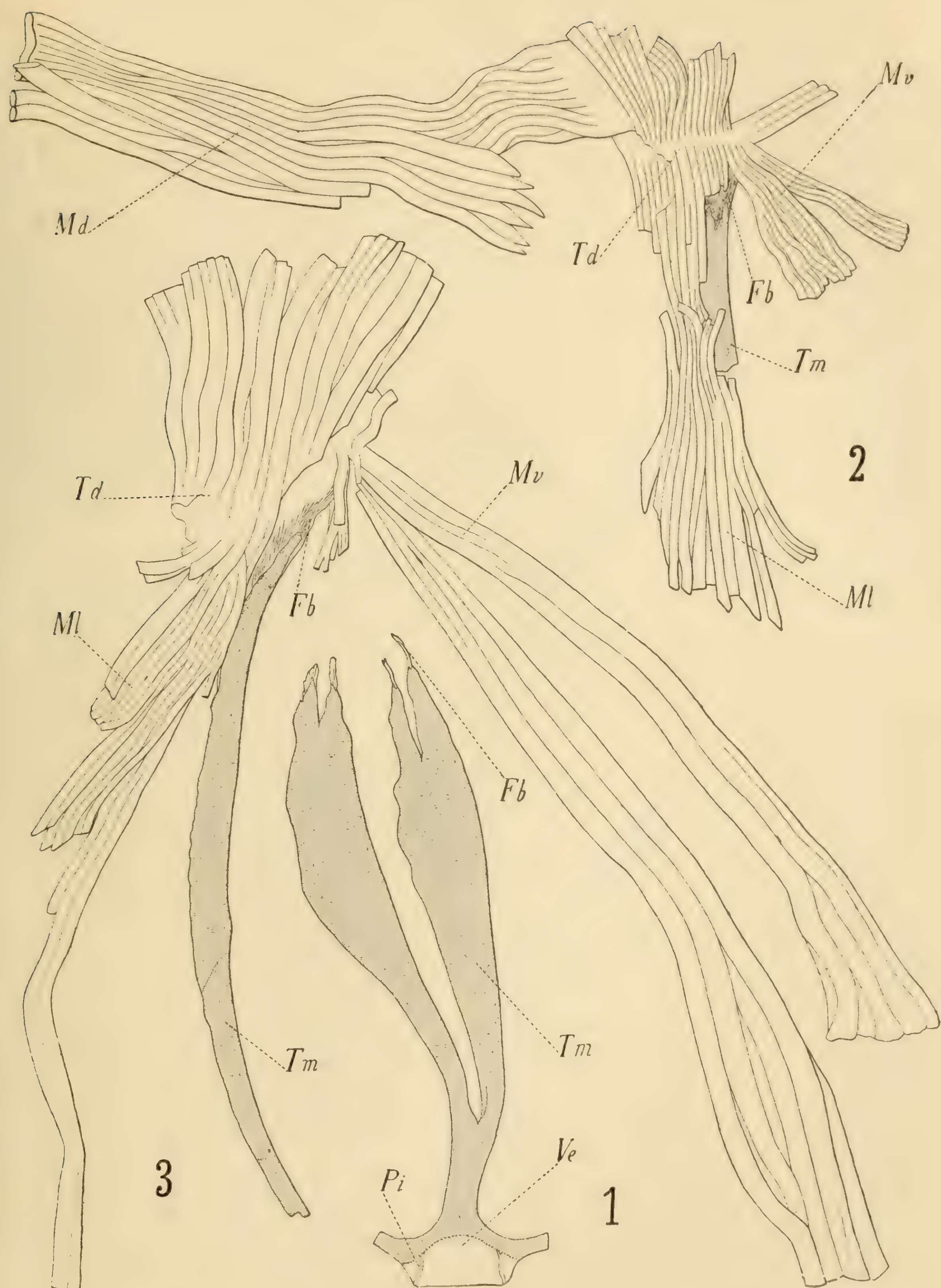
Masson et Cie, édit.



Masson et Cie, édit.

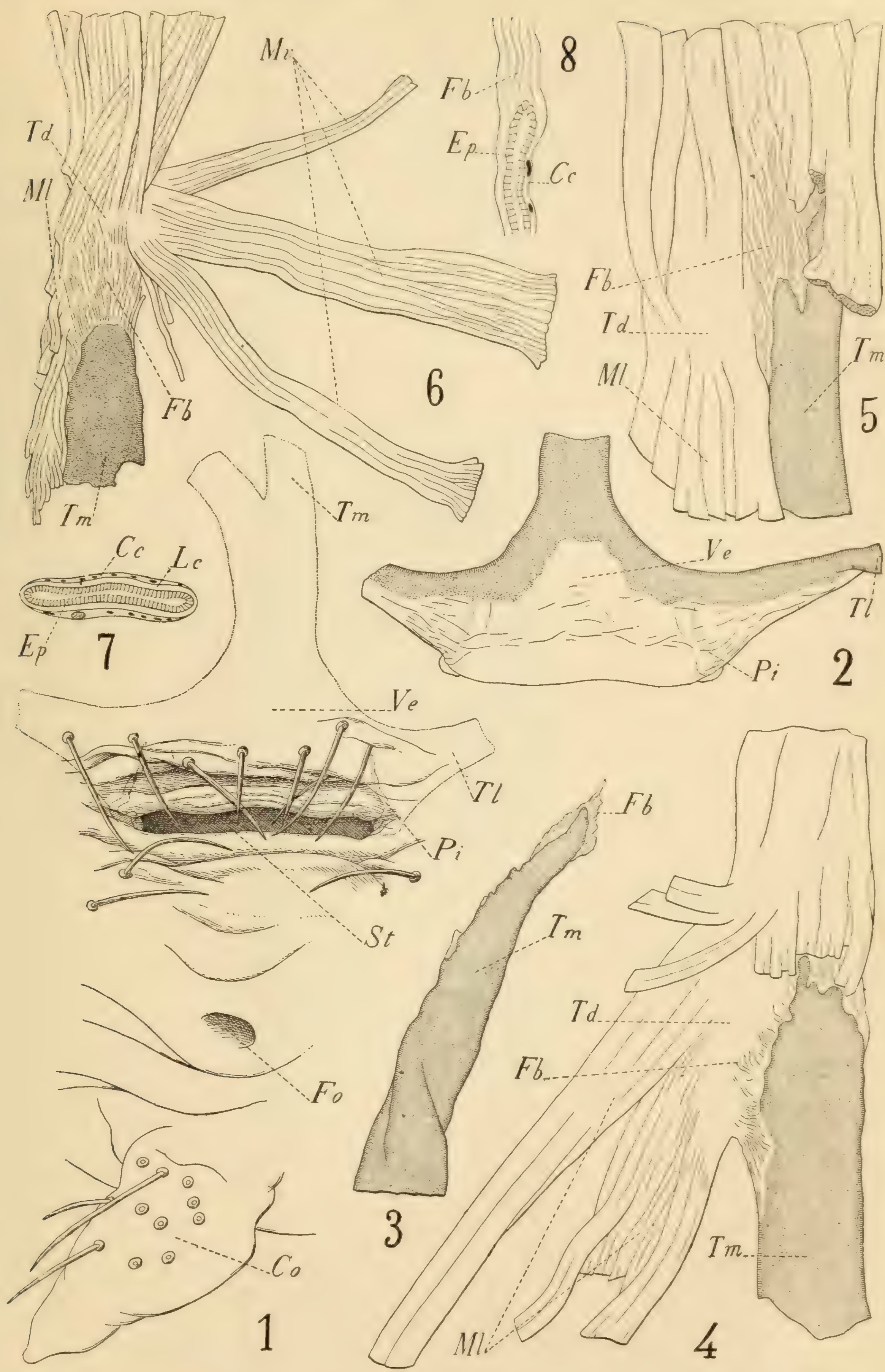


Masson et Cie, edit.



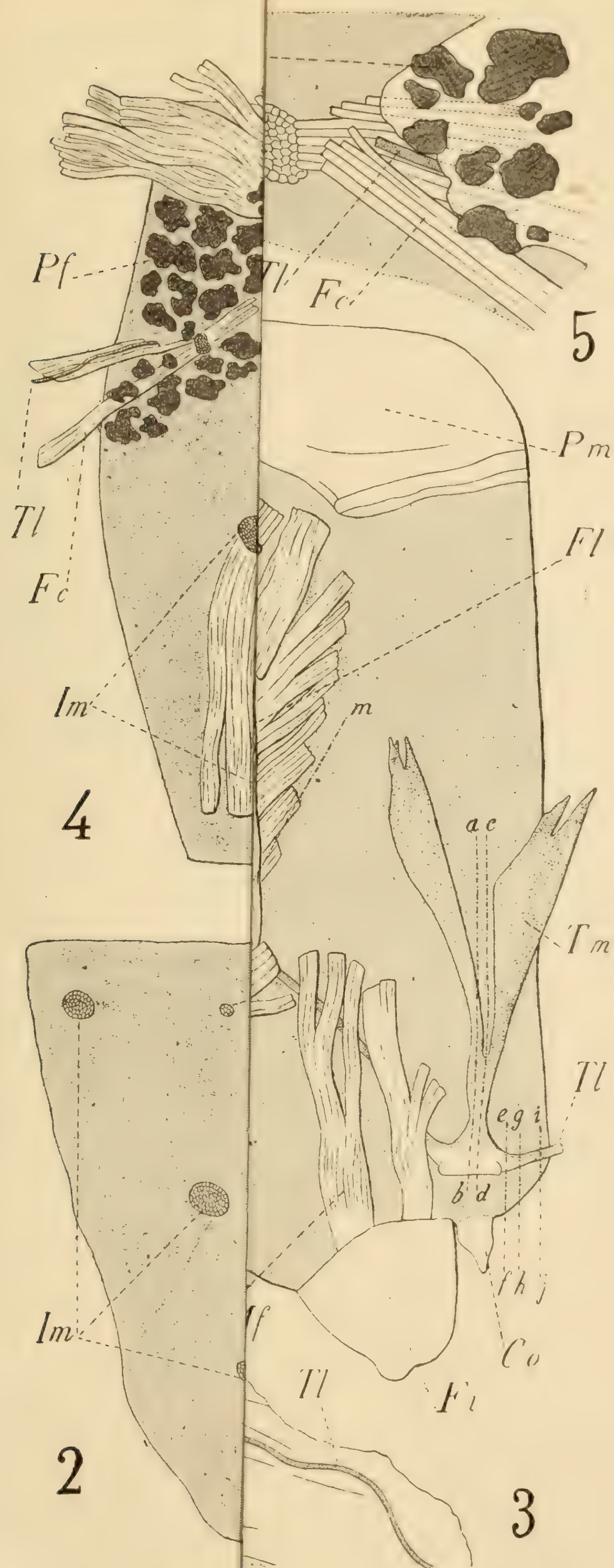
Éd. Lamy del.

Araneus (Epeira) diadematus Cl. et A. (Zilla) x-notatus Cl.
Trachées médianes.



Éd. Lamy del.

Vestibule trachéen et trachées médianes d'Epeira et de Zilla.



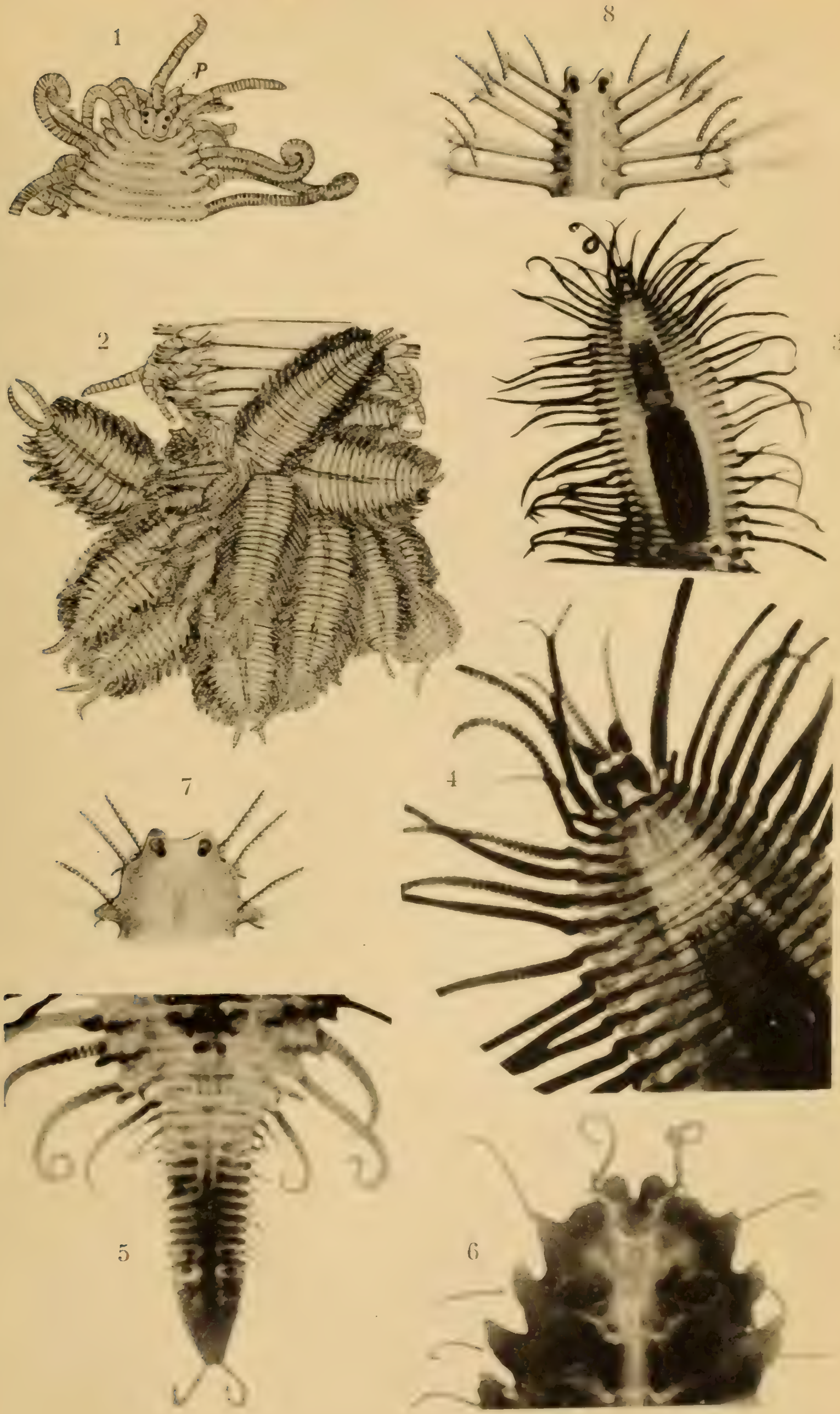
Éd. Lamy del



Trachées latérales d'Epeira et de Zilla.



Vestibule trachéen et trachée latérale d'Epeira



Genre Trypanosyllis

Masson & Cie, Éditeurs

Phototypie Berthaud, Paris

77e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XV. Nos 2 à 6

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

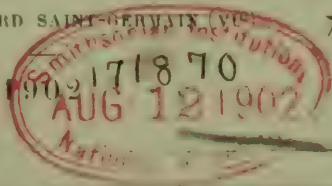
L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XV. — Nos 2 à 6

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)



PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en juillet 1902.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume.................... **15** fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		*(Rare)*.
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes................................		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5074-99. — Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

77e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XV. N° 1

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XV. — N° 1

(Ce Cahier commence l'abonnement aux tomes XV et XVI.)

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1902

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en mai 1902.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume................... **15** fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	*(Rare).*
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes................................		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5074-99. — CORBEIL. Imprimerie ED. CRÉTÉ.

